АКАДЕМИЯ НАУК СССР

IMP. INST. ENT.
— LIBRARY —
4 JUL 1945
SERIAL
SEPARATE
Em. 447

E&A

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXIV ВЫП. 1
VOLUME FASC.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1945

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3 Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.—5. Выводы в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги), на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м^2; см^3; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов) Желательно, чтобы рисунки были на ⅓ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например. A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать ⅙ текста всей статьи и должен по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

РЕДАКЦИЯ:

Акад. С. А. ЗЕРНОВ (отв. редактор), акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (зам. отв. редактора), Б. С. МАТВЕЕВ (зам. отв. редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (отв. секретарь), В. В. АЛПАТОВ, чл.-корр. Л. С. БЕРГ, чл.-корр. В. А. ДОГЕЛЬ, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, С. И. ОГНЕВ, А. Н. ФОРМОЗОВ

RÉDACTION:

S. A. SERNOV (Rédacteur en chef), E. N. PAVLOVSKY, B. C. MATVEIEV, L. B. LEVINSON, V. V. ALPATOV, L. S. BERG, V. A. DOGEL, G. V. NIKOLSKY, S. I. OGNEV, A. N. FORMOSOV

ТОМ XXIV

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1945

Printed in Soviet Union

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 1

О СИСТЕМЕ СООТНОСИТЕЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ФОРМЫ, ФУНКЦИИ И СРЕДЫ В ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ

Б. С. МАТВЕЕВ

Институт зоологии Московского университета и Институт эволюционной морфологии Академии Наук СССР

В настоящее время при разработке вопросов эволюции все больше и больше растет потребность в синтезе между морфологией, экологией, механикой развития и физиологией. Однако до последнего времени проблема корреляций разрабатывалась каждой из этих наук отдельно, и единого понимания закономерностей эволюционных преобразований формы, функции в их взаимоотношении со средой нет, хотя проблема корреляций является одною из самых старых проблем биологии. Задачей настоящей статьи является попытка связать в одно целое различные толкования морфологов, механиков развития и экологов так, чтобы представить преобразование строения и функции органов в их взаимоотношении с условиями среды в ряде поколений в виде единого эволюционного процесса. Сначала разбираются взаимоотношения формы и функции со средою в развитии отдельного организма, а затем разбираются соотносительные изменения органов в разных организмах, составляющих вид как целое. В основу кладется дарвиновское представление об эволюции как едином приспособительном процессе, как это разобрано А. Н. Северцовым [14] и исходя из материалистического понимания проблемы целостности организма в трактовке И. И. Шмальгаузена [18, 19, 20, 21].

При осуществлении этой попытки встают следующие задания: 1) разобрать взаимоотношения между индивидуальными (онтогенетическими) корреляциями, как они разработаны Шмальгаузеном [19], и филогенетическими корреляциями — координациями, как их называют А. Н. Северцов и Шмальгаузен; 2) определить место в общей системе коррелятивных изменений явлениям физиологической приспособляемости к изменяющимся условиям среды; 3) установить, на каких принципах базируются разноречивые толкования корреляций различных авторов (А. Н. Северцов, И. Шмальгаузен, Б. Домбровский, А. Рындзюнский, В. Васнецов), чтобы установить единство в понимании филогенетических корреляций; 4) разобрать соотношение между типами филогенетических корреляций и явлениями субституций (Н. Клейненберг, А. Н. Северцов, Шмальгаузен); 5) попытаться связать в единый цикл эволюционных изменений филогенетические корреляции (координации) с типами филогенетических изменений органов (смена функций А. Дорна, расширение и интенсификация функции Л. Плате и типы А. Н. Северцова); 6) установить место в системе соотносительных изменений экологическим корреляциям В. Васнецова [2] и конгруэнциям С. А. Северцова [15] и попытаться наметить ряд вопросов, возникающих при изучении соотносительных изменений органов и функций разных организмов типа внутривидовых и межвидовых коадаптаций.

Вопросы о соотносительных изменениях органов, а именно: 1) о взаимной связи органов между собою в организме, 2) о соотношении между строением органа и его функциями, 3) о связи формы органа через его функцию со средою,— т. е. все основные вопросы проблемы корреляций,— привлекали к себе внимание биологов с самых первых этапов истории биологии. Можно сказать, что проблема корреляций является такой же старой проблемой в морфологии, как и проблема гомологии, или, как говорили раньше, учение об аналогичных органах. С обоими учениями мы встречаемся, начиная с древности (Аристотель) и с зарождения сравнительной анатомии как науки. Уже Вик д'Азир (Traité d'Anatomie et Physiologie, 1786 и Système anatomique des quadrupèdes, 1792) четко формулировал, что «одни органы не могут испытывать больших изменений и модификаций без того, чтобы в этом не приняли участие другие». Однако судьба этих двух проблем в дальнейшей истории не одинакова. Учение о закономерностях сходств и различий (проблема гомологии) было положено в основание сравнительной морфологии и на нем были построены основные теоретические обобщения как идеалистической морфологии в додарвиновский период, так и основные морфологические доказательства эволюции в последарвиновский период.

Проблема взаимосвязи органов и их функции была блестяще выдвинута в трудах Ж. Кювье (1812—1814) одновременно с проблемою гомологии, но ее разработка чрезвычайно сильно отстала, несмотря на то, что основные вопросы, поставленные Кювье, вполне актуальны по настоящее время.

Действительно, в законе об органических корреляциях (correlations organiques) Кювье разработал поставленный Вик д'Азиром вопрос о взаимосвязи органов в организме как едином замкнутом целом[1]. Выдвинутый им закон соподчинения (subordination) поставил на очередь вопрос о физиологическом единстве организма, связывающем форму и функцию органов в организме в одну целую систему[2]. Наконец в законе сосуществования (loi de coexistence) поставлен вопрос о связи морфологических и функциональных особенностей организма между собой и с условиями жизни[3].

Причина такого отставания разработки проблемы корреляции заключается в отрыве изучения формы от функции в работах сравнительных анатомов после Кювье, начиная от Жоффруа Сент-Илера. Признавая примат формы над функцией, Ж. Сент-Илер оторвал в сравнительной анатомии изучение формы от функции и направил сравнительную анатомию по неправильному пути изучения рядов отдельных органов животных в отрыве от организма как целого и без взаимоотношения формы с выполняемой органом функцией. Однако Ж. Сент-Илер (1807) внес в проблему соотношения органов новый важный эмбриологический критерий. При обосновании закона уравновешивания (loi de balancement) он показал, что координация органов складывается в эмбриональном развитии животных, т. е. дал толкование корреляции органов как процессу. Не менее важным является его положение о значении переразвития и недоразвития органов в процессе их формообразования, как это разобрано им при изучении уродств.

Еще дальше продвинул представление о факторах эмбрионального развития, влияющих на формирование органов, И. Меккель в «Системе сравнительной анатомии» [10]. При разборе закономерностей сходств и различий в рядах животных на основании установленных им законов многообразия и единства или аналогии он отмечает, что состав тела животного из того или другого числа частей определяется с качественной стороны строением и отправлением органа, а с количественной стороны степенью его сложности. В главе о возрастных различиях он разбирает изменения внешней формы, числа, величины и количества органов в зависимости от разного течения процессов развития в разных частях организма, обусловленного разным отношением органов к внешней среде и друг к другу. Меккель в данной главе дает прекрасный анализ факторов эмбрионального развития, который и в настоящее время может служить программой для исследования эмбриональных корреляций. Но в истории морфологии с именем Меккеля связы-

---

[1] «Каждый организм образует единое замкнутое целое, в котором ни одна из частей не может измениться без того, чтобы не изменились при этом также и другие».

[2] «При жизни органы не просто объединены, но и влияют друг на друга и конкурируют все вместе во имя общей цели. Нет ни одной функции, которая не нуждалась бы в помощи и соучастии почти всех других отправлений и не чувствовала бы в большей или меньшей степени их энергии».

[3] «Так как ничто не может существовать без выполнения условий, которые делают это существование возможным, различные части каждого существа должны быть таким образом координированы, чтобы сделать возможным существование данного существа как целого не только в самом себе, но также и в его отношении с другими существами». «Очевидно, что надлежащая гармония между взаимно действующими органами является необходимым условием существования того животного, которому они принадлежат, и что если какая-либо из этих функций будет изменена вне соответствия с изменениями других отправлений организма, то он не сможет существовать».

вается лишь идея параллелизма между стадиями развития зародыша высших форм с рядами низших, а эта часть его «Системы сравнительной анатомии» осталась совсем забытой.

Развитие сравнительной анатомии в дальнейшем пошло в натурфилософском направлении, намеченном Жоффруа. Это направление изучения преобразования формы в отрыве от функции не только господствовало в додарвинистский период идеалистической морфологии, но и отразилось в классической филогенетической школе морфологов Гегенбаура. Новые формы оно приняло и в настоящее время среди современных представителей идеалистической морфологии. Так например, автор очерка истории сравнительной анатомии В. Любош (W. Lubosch [5]) в последнем шеститомном руководстве сравнительной анатомии утверждает, что «между формой и функцией вообще не существует причинных отношений» (стр. 69). «Оба представляют только один или другой живущий образ (Gestalt)». К. Бойрлен (K. Beurlen [1]), солидаризируясь с Уэкскюллем (Uexküll, 1935), пишет: «Отношение организма к внешней среде определяется не через химические или физические раздражения, но от себя, исходя от организма, всегда планомерно; каждый организм создает себе окружающую среду, соответственно своему плану строения» (стр. 15).

Правда, еще в 1851 г. (а вернее в 1827) Милын-Эдвардс снова призывал к комплексному изучению формы и функции. В формулировке основного закона формообразования — закона дифференциации — он объяснял усложнение организации как следствие процесса разделения труда. Он подчеркивает, что строение органа находится в тесной связи с функцией, усложнение функции предполагает соответствующее усложнение организации, причем по его мнению функциональная дифференцировка всегда находится впереди[1].

Точка зрения Милын-Эдвардса нашла твердую поддержку со стороны Ч. Дарвина. Дарвин в своей трактовке эволюционного развития придавал большое значение коррелятивной, или соотносительной изменчивости. В понимание корреляций он внес существенное изменение. До Дарвина корреляция частей в организме рассматривалась исключительно с точки зрения морфологической систематики. Дарвин трактовал ее с точки зрения физиологического и генеалогического развития. Он говорил: «Вся организация во время роста и развития находится в такой тесной связи, что когда слабое изменение проявляется в одних частях и накапливается естественным отбором, другие части также претерпевают изменения (Происхождение видов, гл. VI, стр. 375, т. III, 1939). В понятие «соотносительной, или коррелятивной, изменчивости» он внес значительно более широкое содержание, чем раньше вкладывалось в понятие корреляции частей организма. На ряде конкретных примеров он разобрал четыре типа соотносительных изменений, которые в дальнейшем были положены в основу классификации типов корреляций: 1) изменения, вызываемые наследственными факторами, 2) морфологические изменения, 3) конституциональные и 4) биологические. Однако существо таких зависимостей было в то время еще совершенно неясным. Дарвин говорит о причинах, «приводящих к многочисленным и таинственным фактам корреляций, которых мы совершенно не понимаем» (т. III, стр. 427—428)[2].

Большое значение придавал Дарвин также закону дифференциации и разделению труда Милын-Эдвардса. Он особенно подчеркивает это в главе о формах перехода [7], где разбирает значение преобразования функции для эволюции.

Однако в последарвиновский филогенетический период развития морфологии внимание сравнительных анатомов было обращено только на разработку проблемы гомологии как единства родства и на изучение процесса дифференциации строения организмов в их историческом развитии от низших форм к высшим. Анализ сходств и различий проводился на рядах органов в отрыве от организма как целого, живущего в определенных условиях среды. В связи с расчленением биологических наук комплексный подход к организму старых анатомов-физиологов был потерян. Проблема корреляций осталась у морфологов в тени и ее разработка перешла в руки физиологов. При этом физиологи проблему корреляции разрабатывали в отрыве от эволюционного процесса. Физиологи животных разбирали коррелятивные изменения лишь как взаимные приспособления частей данного живого организма без анализа их исторического развития. Весьма плодотворно разрабатывалась проблема корреляции в механике развития при помощи эксперимента, но в руках механиков развития, стоящих на позиции казуально аналитического метода (Ру, Шнеман, Дюркен и др.), корреляции разбирались также в отрыве от исторического развития. Только корреляции, вскрываемые

---

[1] «Когда разделение труда не вводится в организм, то существует большая простота его организации. Но как однообразие функции различных частей тела предполагает однообразие в способе их устройства, так различие в функции должно быть сопутствуемо особенностями в строении; и вследствие этого, число различных частей должно быть увеличено и сложность аппарата возрастать» (Milne-Edwards. Introduction á la zoologie génerale 1851, p. 463).

[2] Цит. по Шмальгаузену ([19], 2-е изд., стр. 13).

экспериментом у развивающегося организма, признавались «истинными» корреляциями, а взаимозависимостям в рядах животных форм дано было наименование «ложных», «псевдокорреляций».

Среди морфологов-дарвинистов постепенно начинает нарастать протест против отрыва изучения формы от функции. Так, Гегенбаур в своих «Основах сравнительной анатомии» (1878) уже указывает, что морфологическая дифференциация в большой степени зависит от физиологического разделения труда (стр. 49), что «каждый род функции предполагает серию других функций и соответственно каждый орган должен обладать связанными отношениями со всеми другими и быть зависимым от них» (стр. 79). В 1875 г. А. Дорн разрабатывает теорию смены функций, в 1886 г. Н. Клейненберг выдвигает принцип субституции органов. В 1910 г. Л. Плате выделил из общего понятия корреляций (как «состояния взаимоотношений или зависимости между частями организма») филетическую, или косвенную, корреляцию, отличая ее от настоящей, или индивидуальной.

Таким образом постепенно внимание морфологов стало возвращаться к проблеме взаимосвязи формы и функции в том широком понимании корреляции, как оно было дано Кювье и истолковано Дарвином с позиций эволюционного учения. Но прав Шмальгаузен [19], когда он пишет, что основная заслуга возврата интереса морфологов к проблеме корреляций и их значения в эволюции принадлежит А. Н. Северцову. Еще в работе о развитии черепа акул (1899) он на конкретном материале процесса формирования черепа показал значение коррелятивных связей между развитием мозга и черепа. В 1912 г. в «Этюдах по теории эволюции» он выдвинул учение об эктосоматических и энтосоматических органах, установивши соотношение между изменениями среды и первичными и вторичными изменениями в организме, которые он формулировал в краткой форме следующими словами: «Эволюция, взятая в целом, является в своей сущности приспособительным процессом: наружные, т. е. эктосоматические органы путем общих и частных изменений своей структуры и функций (проталлаксы) приспособляются к изменениям, происходящим в условиях окружающей среды; внутренние, т. е. энтосоматические органы, в свою очередь приспособляются к изменившимся наружным органам (дейталлаксы) — и таким образом изменяется все строение эволюирующего организма» (1939, стр. 450). В 1914 г. в «Современных задачах эволюционной теории» он показал значение коррелятивных изменений при исследовании признаков. В «Морфологических закономерностях эволюции» [14] А. Н. Северцов дал систему филогенетических корреляций, выделив их в особую категорию координации; и, наконец, там же, в главе о принципах или типах филогенетических изменений органов, он разработал проблему частных изменений формы и функции в эволюции животных. Отдельные принципы, установленные раньше (смена функций Дорна, субституции органов Клейненберга, расширение функций Плате), Северцов развил в особый раздел эволюционной морфологии, где центр внимания переносится с анатомических изменений органов на их биологическую сущность. Таким образом в этом учении о типах объединяются в одно целое интересы физиологов, морфологов и экологов и открывается новое эколого-филогенетическое направление морфологии.

Таким образом, мы видим, что все три проблемы, поставленные Кювье (закон условий существования, закон корреляций и закон соподчинения), несмотря на то, что представления Кювье были телеологические и что Кювье был чужд понимания исторического становления организма,— являются проблемами настоящего дня. Как указывает Шмальгаузен [19], закону Кювье об условиях существования было дано материалистическое объяснение Ч. Дарвином в его теории естественного отбора, как процессу приспособления организма к условиям его жизни в известной обстановке. Закон соотношения органов в организме, как едином замкнутом целом, нашел эволюционное толкование в системе индивидуальных и филогенетических корреляций А. Н. Северцова и Шмальгаузена. Оставался еще не разобранным закон соподчинения. Принцип интеграции был выдвинут Г. Спенсером; явления соподчинения как процессы взаимного приспособленя подверглись разработке физиологами, но, как было указано выше, без анализа их исторического развития. Среди морфологов явления соподчинения разбирались Э. Геккелем (1868) и В. Францем (1920, 1935) как явления централизации, которым придавалось неправильное понимание управляющего начала при совершенствовании организации (элевации).

Материалистическое толкование явлениям соподчинения в эволюционном развитии, как основному процессу формообразования — интеграции, находящемуся в единстве с процессом дифференциации, дано Шмальгаузеном [19]. В единстве противоречий между процессами дифференциации и интеграции он строит свою материалистическую теорию целостности организма, в противовес идеалистическим трактовкам проблемы целостности в Западной Европе. Таким образом, эволюционную трактовку закона соподчинения Кювье в дарвиновском понимании эволюции как единого приспособительного процесса мы видим в разработке интегрирующих факторов онтогенетического и филогенетического развития, как оно намечено Шмальгаузеном.

Свои соображения о системе соотносительных изменений формы и функции в их взаимоотношении с внешней средой в индивидуальном и историческом развитии, как они складываются из вышеизложенных теоретических предпосылок, я представил в виде прилагаемой таблицы, к разбору которой и перехожу. При этом объем журнальной статьи принуждает меня ограничиться изложением общих соображений, без разбора отдельных конкретных примеров.

Исходя из современного понимания филогенеза как совокупности, или, лучше, смены поколений генетического ряда онтогенезов, свой разбор я начинаю с закономерностей преобразования формы и функции в индивидуальном развитии. В процессе индивидуального развития, с самого его начала и до самого конца, происходит последовательное преобразование форм обмена веществ от простых биохимических реакций до сложных взаимоотношений организма со средой, которые соединены между собою в одно целое цепью коррелятивных связей. Процессы установления связей между частями организма по мере его дифференциации Шмальгаузен и называет интеграцией. Последовательность процессов индивидуального развития определяется историческим наследием, но в каждом поколении эта последовательность реализуется по-новому. При каждом скрещивании дочерний организм получает через половые клетки отца и матери свойственные данному виду наследственные задатки, которые и определяют специфичность онтогенеза каждого вида животных; но в каждом организме комплекс наследственных зачатков реализуется поразному в зависимости от воздействия и взаимной борьбы трех групп факторов: 1) разнородности состава половых клеток отца и матери при скрещивании; 2) коррелятивных сдвигов во взаимодействии между частями зародыша, составляющими формообразовательные аппараты (Филатов) или индукционные системы; 3) воздействия внешних факторов на процессы развития.

В первую очередь вступают в действие реакции различий наследственного и биохимического состава половых клеток родителей, которые под воздействием разных факторов внешней среды вызывают изменения процесса обмена веществ в разных частях развивающегося зародыша. Это ведет к возникновению элементарных морфогенетических процессов, ведущих к дифференциации, когда однородные части зародыша превращаются в разнородные. Различия в процессах детерминации и дифференциации в различных частях зародыша приводят в действие сложную цепь морфогенетических реакций, выражающихся в различной активности процесса обмена веществ в разных частях зародыша. Начинается деятельность первичных физиологических градиентов, характеризующихся диффузным распределением гормональных факторов (генегормонов Бидля, Эфруси, Нейгауза). В дальнейшем развитии происходит концентрация гормональных факторов и индуцирующих веществ лишь в определенных местах, что ведет к превращению первичных градиентов в активаторы или источники формативного действия (Филатов). Таким путем образуются временные морфогенные взаимодействия двух частей зародыша, в течение которых происходят формообразовательные процессы, ведущие к закладке отдельных органов. Эти временные взаимодействия двух частей зародыша составляют формообразовательные аппараты (Филатов). Тогда одна часть, более активная (активатор, или индуктор), становится носителем особых веществ (ферменты, гормоны), воздействующих на другие части, их не несущие (реактор). Изменения в интенсивности воздействия индуцирующих веществ, т. е. различные сдвиги во взаимодействии эмбриональных функций активатора и реактора, определяют изменения в формообразовательных про-

цессах. Эти сдвиги могут касаться времени или срока закладки органа, места его возникновения, далее — изменения активности морфогенного влияния; в некоторых случаях оказывают влияние изменения величины, объема или массы закладки органа.

У взрослых организмов формообразовательные процессы сведены к минимуму и взаимосвязи выражаются в форме физиологических корреляций, т. е. взаимозависимостей между жизненными функциями организма, носящими в основном обратимый характер. У молодых, еще развивающихся организмов те же физиологические корреляции, т. е. вступление в действие дефинитивных функций, играют уже роль факторов, обусловливающих окончательное завершение формообразовательных процессов. Здесь функция играет роль фактора, индуцирующего развитие. Результатом может быть усиленный рост или ускоренная дифференцировка этих органов, чем достигается окончательная отшлифовка морфологических структур. У зародыша почти вся энергия расходуется на формообразовательные процессы. Здесь корреляции между формою и функцией определяются сложной системой гормональных взаимоотношений, играющих роль эмбриональных функций. Вследствие этого на ранних стадиях развитие определяется главным образом внутренними факторами, соединенными друг с другом сложною цепью морфогенетических связей.

Таковы вкратце основные закономерности дифференциации и интеграции в онтогенезе, которые полностью оправдывают деление Шмальгаузеном индивидуальных или онтогенетических корреляций на геномные, морфогенетические и эргонтические (см. таблицу).

Геномные корреляции (идиоплазматические по Плате) отражают взаимодействие наследственных факторов. Это биохимические взаимозависимости наследственных факторов, воздействие которых начинается при морфологической однородности организма. Шмальгаузен делит их на три группы соответственно различиям их физиологического действия: 1) хромозомные корреляции — явления сцепления наследственных факторов; 2) феногенетические — явления плейотропизма — как множественное выражение изменений отдельных генов, зависящее от того, что морфогенетические продукты на различные части организма действуют по-разному; 3) геногормональные — диффузное распределение морфогенетических продуктов — это элементарная форма морфогенетических корреляций.

Морфогенетические корреляции — взаимозависимости во внутренних факторах онтогенетического развития между зачатками органов, составляющими формообразовательные аппараты. Механика развития определяет следующие типы взаимозависимостей между эмбриональными зачатками: 1) эвокации, явления индукции — зависимости, вызывающие образование новой части или новой структуры; 2) стимуляции — зависимости, в которых одна часть усиливает развитие другой части; 3) депрессии — зависимости, в которых одна часть тормозит или подавляет развитие другой части; 4) ассимиляции — зависимости, выражающиеся в поглощении одной части другой; 5) взаимная ассимиляция — или борьба частей — когда несколько частей строятся за счет общего запаса материала; 6) пространственная адаптация — отливка частей, когда развитие определяется пространственными отношениями, создаваемыми соседней частью.

Морфогенетические корреляции являются основными факторами формообразования зародыша со всеми его органами, как они сложились в историческом развитии. Филатов [16] указывает, что у различных животных (высших и низших) меняется не только форма развивающихся органов, но происходит эволюционное развитие и самих формообразовательных аппаратов, с заменою первичных способов раз-

Индивидуальные корреляции				Филогенетические корреляции				Экологические корреляции
	Стабильность вида			Трансформация вида				
		Изменен		ие среды (условий существования) и организации				
		Временное воздействие		Постоянное воздействие				
		Способы физиологической приспособляемости		Первичные изменения проталлаксы		Вторичные изменения дейталлаксы		
Онтогенетические корреляции	Стабильность среды	Изменение функции	Количественные закономерности	Изменение функции	Изменение органа	Тип связи	Тип изменения	Соотносительные изменения органов и функций разных организмов
Воздействие факторов: 1. Разнородность наследственных зачатков при скрещивании 2. Коррелятивные сдвиги в соотношении частей организма 3. Изменение условий среды	I. Элиминация инадаптивных вариантов под воздействием естественного отбора	Неизменность функции	Избыточность реагирования на внешние воздействия	Усиление (интенсификация) функции Ослабление функции	Прогрессивное развитие Регрессивное развитие. Рудиментация	Преобразование одного органа требует изменения ряда других для нормального функционирования	Координации: I. Топографические. Организационные коадаптации положения, величины, формы органа без прямой функциональной зависимости II. Динамические — морфофизиологические коадаптации. Зависимые изменения формы, величины, соотношения функционально связанных частей или органов III. Биологические — адаптационные изменения независимых органов через соотношение со средой	А. Внутривидовые коадаптации I. Соотношение полов: Морфологические коадаптации органов самцов и самок Физиологические коадаптации — гормональные взаимоотношения самцов и самок Биологические адаптации к распознаванию полов (запах, звуки, окраска)
I. Геномные (идиоплазматические). Биохимические взаимозависимости наследственных факторов (при морфологической однородности организма) 1. Хромозомные сцепления наследственных факторов 2. Феногенетические явления плейотроплазмы 3. Геногормональные		Выключение функции Усиление функции		Увеличение числа функций (филогенетическое разделение функций)	Дифференциация			II. Соотношение родителей и потомства: Морфологические коадаптации органов родителей и детенышей Биологические адаптации к заботе о потомстве
II. Морфогенетические. Взаимозависимости во внутренних факторах онтогенетического развития между зачатками органов 1. Эвокация — индукция 2. Стимуляция — усиление 3. Депрессия — торможение 4. Ассимиляция — поглощение 6. Взаимная ассимиляция — борьба частей 6. Пространственная адаптация — отливка частей	II. Перестройка онтогенеза под воздействием стабилизирующего отбора	Сочетание усиленных функций	Привыкание организма к изменению среды	Уменьшение числа функций	Специализация органа	Преобразование одного органа делает излишними функции другого и становится условием его редукции	Субституции: I. Замещение органов II. Замещение функции III. Физиологическое замещение	III. Полиморфизм: Онтогенетическая смена поколений Экологическая разнородность состава сообщества
				Возникновение новых функций Выключение функции	Развитие нового органа Редукция (афанизия)	Преобразование одного органа освобождает другой от части его функции и становится условием прогрессивного развития новых функций	Типы, или принципы: I. Смена функции II. Расширение функции III. Выпадение промежуточных функций	Б. Межвидовые коадаптации Симбиоз Комменсализм Хищник и жертва Паразитизм
III. Эргонтические функциональные адаптации. Зависимость, обусловленная функциональными соотношениями, влияние на морфогенез дефинитивных функций органа						Преобразование одного органа используется другим для собственного преобразования	I. Активация функции II. Фиксация фаз III. Симиляция (уподобление) IV. Иммобилизация (слияние)	

вития более совершенными, причем направление эволюции определяется естественным отбором.

Эргонтические корреляции — функциональные соотношения органов (Плате) — определяются взаимозависимостью формы органа от исполняемой им дефинитивной функции. Функция, действие органа соответственно его назначению у взрослого организма, является здесь фактором, ведущим окончательную дифференцировку органа, соответственно морфологической целостности сформированного организма. Здесь структура органа уже определяется непосредственным воздействием внешних факторов среды, соответственно условиям существования развивающегося организма, а не через внутренние факторы, как в морфогенетических корреляциях. Сравнительное изучение функциональных корреляций приводит нас к сложнейшей и ответственнейшей проблеме замены внешних факторов развития внутренними, т. е. функциональных факторов гормональными, как это было намечено В. Ру (1894) и далее разрабатывается А. Машковцевым [9].

Изучая роль функции в развитии морфологических структур, А. Машковцев устанавливает, что эволюция онтогенеза идет в направлении замены зависимого развития независимым, чем достигается все большая и большая автоматизация эмбрионального развития. В филогенезе он отмечает три этапа. На первом этапе ведущую роль в морфогенезе индивидуального развития играли внешние воздействия среды и функции развивающихся органов. На втором этапе морфогенная роль переходит к химическим веществам внутренней среды зародыша, т. е. различным гормонам. На третьем этапе достигается почти полная эмансипация морфологических процессов как от внешних и функциональных, так и от химических факторов эндогенной среды организма. Бо́льшая часть структуры развивается по типу самодифференцировки, т. е. факторы, стимулирующие развитие, находятся внутри самого развивающегося органа.

Итак, следовательно, в каждом развивающемся организме сложная цепь взаимозависимостей наследственных, внутренних и внешних факторов складывается по-разному, в результате чего и возникает многообразная изменчивость организации животных. Дальнейшая судьба этих многообразных вариантов определяется естественным отбором. Если новые поколения дочерних организмов продолжают жить в тех же условиях среды, что и родительские формы, что я условно обозначаю на таблице как «стабильность среды»,— то происходит элиминация инадаптивных вариантов. Под воздействием естественного отбора жизнеспособными остаются только варианты, по своим адаптивным признакам сходные с родительскими формами, и вид остается стабильным. Однако Шмальгаузен [19, 20] в теории стабилизирующего отбора показывает, что при видимой стабильности вида происходит внутренняя перестройка онтогенеза. Эта внутренняя перестройка онтогенеза не сказывается на внешнем фенотипе организма: вид остается стабильным, совершенствуются лишь формы его становления.

Если условия существования меняются или при тех же условиях среды меняются отношения организма к условиям существования, что я обозначаю условно как «изменение среды и организации»,— то более жизнеспособными оказываются иные варианты организации, чем родительские формы. В случае временных изменений среды или отношения организма к условиям существования, мы сталкиваемся с различными формами физиологической приспособляемости. Если изменения среды продолжаются в течение жизни нескольких поколений потомков,— изменения, возникшие под воздействием онтогенетических корреляций, преобразуются в филогенетические корреляции, которые ведут к трансформации вида.

Поскольку в дальнейшем изложении мне придется оперировать все время с понятиями «функция» и «приспособление» (адаптация и коадаптация), постараюсь определить различие в их содержании. Под понятием функция я, вместе с физиологами, разумею жизненные проявления отдельного живого организма, имеющие приспособительное значение при взаимодействии организма со средой. Под понятием приспособление я, вместе с А. Н. Северцовым, буду понимать изменение строения и функции органов, биологически полезное организму при изменениях в окружающей среде. Приспособление — целесообразная реакция организации животного на изменение внешней среды.

Вопрос о физиологических способах приспособляемости — чрезвычайно сложная проблема, разрабатываемая в громадной литературе по физиологии и экспериментальной экологии. Не владея методом физиологии и экспериментальной экологии, я не берусь судить об этом разделе преобразования формы и функции во взаимоотношениях со средой — это дело физиологов и экспериментальных экологов. Лишь в качестве примера привожу ряд типов преобразования, как их дает Г. Ф. Гаузе [3] в своем обзоре по экологической приспособляемости.

Гаузе устанавливает четыре типа физиологической приспособляемости: 1) неизменяемость функции, 2) выключение функции, 3) усиление функции, 4) способ сочетания усиленных функций.

При неизменности функции организм отвечает на изменение среды регуляцией своих жизненных процессов внутри биологической системы до определенного порога, когда биологическая система меняет свои свойства. В качестве примера он приводит работы Камода (1935), Катчинга (1936) и Крога (1939) по изучению действия сократительных вакуолей у инфузорий в разных солевых растворах, а также опыты по воздействию температуры на развитие гамбузии Строгонова (1939).

В качестве примеров выключения функции Гаузе приводит опыты Катца (1893) по выключению диастазного механизма клеток плесневых грибков Penicillium в растворе сахара, далее опыты Холла (Hall, 1939) по выключению синтеза органического материала в хлоропластах Euglena в питательных растворах с большим количеством органических веществ (выключение начальных функций) и, наконец, явления выключения реакции брожения у дрожжевых грибков при смене анаэробных условий на аэробные (выключение конечных функций).

Явления усиления функции Гаузе разбирает на примерах увеличения мышцы при усиленной работе, а также в процессах образования адаптивных энзим по работам Стефенсон (1939) и Юдиной (1938), когда сбраживание сахара галактозы усиливается при соприкосновении микроорганизмов с галактозой под влиянием адаптивного энзима галактозимазы.

Способ сочетания усиленных функций разбирается Гаузе на примере акклиматизации млекопитающих к горному климату (Холдэн, 1917). При этом одновременно наблюдаются три явления: повышение активности легочного эпителия, усиление самого акта дыхания и увеличение процента гемоглобина.

Анализ различных способов индивидуальной приспособляемости к измененным условиям существования позволяет Гаузе выделить некоторые количественные закономерности индивидуальной приспособляемости. Первой закономерностью является избыточное реагирование организма на внешнее воздействие. Так, при изменениях температурного режима развития зародышей аксолотля (Баханон, 1938; Бьюкенен, 1940) кривая скорости развития сначала резко поднимается при повышении температуры или резко падает при понижении, а затем

снова повышается или понижается до некоторой новой средней постоянной скорости, соответствующей новому температурному режиму. Вторая закономерность — привыкание организма к изменению среды — установлена многочисленными экспериментами по воздействию ядовитых веществ на организм, начиная с опытов Иоллюса (1921).

Приведенные выше экспериментальные данные по индивидуальной приспособляемости к изменениям внешней среды представляют большой интерес для суждения о характере преобразования организмов в эволюционном развитии. В индивидуальном развитии — в онтогенезе — при изменении условий существования выживают те организмы, у которых под влиянием усиления и выключения функции перестраивается течение жизненных процессов. Если филогенез есть генетический ряд онтогенезов, то при изменениях условий существования, носящих постоянный характер, т. е. продолжающихся в течение многих поколений онтогенезов, первичные изменения — проталлаксы — должны носить такой же характер изменения функций органов, как и при временных изменениях среды при индивидуальной приспособляемости. Только в историческом развитии направление этих изменений формы и функции определяется естественным отбором, а не свойствами организма. Свойства организма — лишь материал, из которого отбираются те адаптивные комплексы формы и функции, которые адэкватны данным новым условиям существования.

Итак, для того, чтобы понять характер и систему филогенетических корреляций, прежде всего надо разобрать типы первичных изменений — проталлаксов, т. е. изменений в эктосоматических органах, функции которых непосредственно связаны с внешнею средою. А. Н. Северцов подчеркивает, «что изменения во внешней среде вызывают соответствующие изменения лишь в тех эктосоматических органах животного, которые находятся в непосредственном функциональном отношении к изменившимся сторонам этой среды» ([14], стр. 261).

Как мною было отмечено при изучении преобразования формы и функции в онтогенезе [7] и как мы видели выше при рассмотрении онтогенетических корреляций, различные варианты преобразования формы и функции складываются в индивидуальном развитии. Затем через функционирование их биологическая значимость определяется естественным отбором, соответственно условиям среды. При этом А. Н. Северцов подчеркивает, «что каждый из этих эктосоматических органов стоит в совершенно определенном функциональном отношении с одним или несколькими факторами внешней среды, но не со всею внешнею средою, взятой в целом» ([14], стр. 258). В некоторых случаях изменения в эктосоматических органах оказываются вторичными, т. е. коррелятивным ответом на изменения энтосоматических органов. Первичными могут быть изменения энтосоматических органов под воздействием внутренних факторов развития (Дислер, 1936). Но все равно направление эволюционного развития определяется отношением организма к условиям существования, т. е. через эктосоматические органы, и изменения их функции, соответственно измененным условиям среды, являются ведущими.

Таким образом, мы видим, что в категорию первичных изменений — проталлаксов выдвигаются филогенетические изменения формы и функции органов, относящиеся к разряду принципов, или типов филогенетических изменений органов А. Н. Северцова [14]. Исходя из этого, в основу разбора первичных изменений — проталлаксов мы кладем мультифункциональность органа, «т. е. то свойство организма, по которому каждая часть его, начиная от простейшей клетки и кончая сложнейшим органом, обладает не одной, но многими функциями, причем одна является главной функцией и употребляется очень ча-

сто, а остальные являются второстепенными функциями и обычно пускаются в ход более или менее редко» (А. Н. Северцов [14], стр. 346). Это свойство мультифункциональности является важнейшим в эволюции, так как каждый орган животного при изменившихся условиях среды, вводя в действие ту или другую второстепенную функцию, чрезвычайно пластично приспособляет функционирование органа к новым отношениям организма к среде. В число первичных филогенетических изменений мы выдвигаем следующие шесть процессов:

1) Усиление функции — сопутствуется прогрессивным развитием органа.

2) Ослабление функции — сопутствуется регрессивным развитием органа (рудиментация).

3) Увеличение числа функций, филогенетическое разделение функций, сопутствуется процессом дифференциации органа.

4) Уменьшение числа функций — сопутствуется специализацией органа.

5) Возникновение новых функций — сопутствуется развитием нового органа.

6) Выключение функции — сопутствуется редукцией органа (афанизия).

Усиление функции, или интенсификация (Л. Плате, 1924; А. Н. Северцов, 1931), может выражаться в интенсификации функции клеток и тканей и в интенсификации функции органов. В первом случае усиление одной или другой первичной функции из числа многообразных функций индифферентной клетки и превращение ее в главную функцию приводит к процессу гистологической дифференцировки. При интенсификации функции органа либо совершенствуется деятельность составляющих орган клеток, либо увеличивается число составных частей органа, и это приводит к прогрессивному развитию органа. Последовательные ряды эволюционного развития органов слуха у позвоночных или зрения у беспозвоночных (Плате, 1924) могут служить прекрасными примерами усиления функции.

Ослабление функции (А. Н. Северцов, 1931) обычно происходит в тех случаях, когда орган, вследствие изменения некоторых условий существования, перестает быть полезным организму. Очень часто это бывает связано с замещением у потомка данной функции другим органом, более совершенным в изменившихся условиях существования. Ослабление функции органа приводит к регрессивному преобразованию органа путем рудиментации, т. е. к случаю, когда с самого же начала развития орган потомка имеет более упрощенное строение, чем у исходной формы. Классический пример рудиментарных органов — рудименты тазового пояса и задних конечностей у водных млекопитающих — прекрасная иллюстрация этого процесса.

Увеличение числа функций, т. е. разделение общей функции на отдельные составные части благодаря разделению труда, является характерным процессом, ведущим к дифференциации органа. Преобразование функции плавника рыбообразного предка в ходильную конечность наземного позвоночного и сопутствующая ему дифференциация мускулатуры дают ясное представление об этом процессе.

Уменьшение числа функций обычно связано с односторонним развитием одной из функций органа и потерей органом мультифункциональности. Такого рода преобразование функции и строения органа может быть полезно организму в особых ограниченных условиях существования. Подобные изменения приводят организм к узкой специализации.

Возникновение новых функций в связи с возникновением нового органа приводит к общему повышению активности жизнедея-

тельности и дает возможность организму расширить круг его отношений к условиям среды. Так, например, появление плакоидных зубов в ротовой полости, в связи с подвижностью передних висцеральных дуг, дало возможность к преобразованию их в челюстной аппарат, как орган активного схватывания добычи: появление новых органов движения — парных плавников у предков рыб — привело к более подвижному образу жизни в воде.

Выключение функции связано со сменою условий существования, когда орган теряет свое биологическое значение. Выключение функции приводит к полной редукции органа — афанизии, т. е. к такому процессу, когда в начале развития орган развивается нормально, а потом полностью исчезает. Так, например, при переходе к подземному образу жизни органы зрения теряют свое биологическое значение и редуцируются.

Здесь интересно сопоставить различные способы изменения функции в зависимости от различной скорости изменения условий существования. Разберем в качестве примера различные способы эволюции органов зрения. При медленном процессе приспособления к пониженному освещению, как это имеет место у ночных животных при переходе от дневного к ночному образу жизни или у глубоководных рыб с телескопическими глазами, полезным оказывается усиление функции и прогрессивное развитие глаз. При резком изменении яркого света на темноту, как это имеет место при переходе от наземного к подземному образу жизни (роющие и пещерные животные), глаза теряют свое биологическое значение и происходит выключение функции зрения с соответствующей редукцией глаз.

Разобранные выше первичные изменения (проталлаксы), как приспособительные преобразования строения и функции эктосоматических органов к изменившимся условиям существования, вызывают цепь соотносительных изменений в эктосоматических органах, находящихся с ними в функциональном соотношении. Эти вторичные изменения Северцов называет дейталлаксами.

В эту цепь соотносительных изменений включаются также и другие эктосоматические органы, находящиеся по своему биологическому значению в соотношении с первично измененными эктосоматическими органами. Вся эта цепь вторичных изменений относится к категории филогенетических корреляций.

К разделу филогенетических корреляций относится прежде всего соотносительные изменения типа координаций, как они разработаны А. Н. Северцовым и Шмальгаузеном, составляющие основное содержание филогенетических корреляций. Но кроме того сюда же должны быть отнесены и различные типы субституций, также являющиеся вторичными коррелятивными изменениями. Наконец, как мы увидим ниже, ряд типов филогенетических изменений органов, помимо тех, которые нами отнесены к проталлаксам, также по своему характеру близок ко вторичным изменениям типа дейталлаксов.

Характеризуя категории координаций, Шмальгаузен [19] указывает, что их различные формы определяются характером связи: 1) по характеру зависимых изменений различают прямые (положительные), обратные (отрицательные), кондициональные (условные); 2) по масштабу и глубине изменений организации Б. А. Домбровский (1926) разделял их на элементарные — внутри отдельных видов, конструктивные — среди мелких систематических групп — и тектонические — среди крупных систематических групп; 3) деление А. Н. Северцова и Шмальгаузена на топографические, динамические (морфо-физиологические) и биологические координации установлено по характеру связи между координированными частями организма; 4) наконец, А. Рындзюнский [12] разбирает харак-

тер зависимостей между преобразованиями органов в филогенезе животных, что дает ему возможность объединить в одну систему и филогенетические координации и явления субституции. Возникают вопросы: какой же тип связи должен быть положен в основу возникновения вторичных изменений (дейталлаксов) и какое соотношение друг к другу имеется между различными формами филогенетических корреляций?

Наилучший ответ на эти вопросы дают типы связей по характеру зависимостей А. Рындзюнского, которые я и выдвигаю при разборе отношения проталлаксов и дейталлаксов в следующую категорию изменений после проталлаксов. А. Рындзюнский [12] устанавливает четыре типа зависимостей между изменившимся органом и ему соподчиненными. С каждым из разобранных им четырех типов зависимостей я буду сопоставлять соответствующие категории филогенетических корреляций.

Первый тип связи Рындзюнского. Преобразование одного органа требует изменения ряда других. Этот тип связи обнимает те случаи, когда функционально-морфологическое изменение одного органа непосредственно нуждается в определенном изменении другого органа для нормального своего существования и правильного функционирования. Вернемся к примеру с усилением или ослаблением функции зрения, приводящим к прогрессивному развитию или к редукции глаза. Прогрессивное развитие глаза возможно только в случае соответственных перестроек в структуре черепа (увеличение орбиты, трапибазальность и т. д.), т. е. перестройках в соседних органах, функционально не связанных со зрением, но связанных с глазами по местоположению. Одновременно происходит изменение органов, с глазом функционально связанных: так в головном мозгу наблюдается одновременное прогрессивное развитие центров зрения; мышцы, двигающие глаз, также подвергаются соответственному прогрессивному развитию.

Наконец, в зависимости от того, какое адаптивное значение имеет данное прогрессивное развитие органа и его функции, соответственно изменяются органы того же адаптивного значения. При прогрессивном развитии глаз у ночных животных развивается ряд других приспособлений к ночному образу жизни, у древесных млекопитающих прогрессивное развитие глаз сопровождается приспособлениями к лазанию и т. д. Следовательно, коррелятивные изменения, относящиеся к первой группе, носят характер топографических, функциональных или биологических зависимостей. Изменения могут носить и прямой и обратный характер, но все они объединяются зависимостью, когда изменение одного органа требует изменения другого.

Отсюда следует, что первый тип связи Рындзюнского обнимает собою все те филогенетические корреляции, которые объединены термином координации Северцова и Шмальгаузена.

Действительно, топографические координации представляют организационные коадаптации, т. е. сопряженные изменения в положении, величине и форме соседних органов, между которыми прямой непосредственной функциональной связи нет.

Динамические, или морфо-физиологические, координации представляют функциональные коадаптации, т. е. зависимые наследственные изменения формы, величины и соотношения функционально связанных частей или органов.

Биологические координации — адаптационные закономерные изменения в соотношении между функционально независимыми органами через соотношение со средою. Биологические координации устанавливаются между разными эктосоматическими органами через их функциональную деятельность в определенных условиях среды и коор-

динируются естественным отбором (способ добывания пищи, передвижения по земле или воде и т. д.). Направление их изменений определяется внешними факторами среды через согласованное проявление жизнедеятельности организма, как целого. В этом специфика биологических координаций. Именно поэтому Шмальгаузен справедливо выделил их в особую категорию из морфо-физиологических координаций Северцова.

Координации как филогенетические корреляции представляют отношения, устанавливаемые в адаптивной эволюции естественным отбором, который оперирует с изменениями, возникающими в онтогенезе каждого поколения как онтогенетические корреляции. Различия между индивидуальными (онтогенетическими) корреляциями и координациями — как филетическими корреляциями, как это отмечает Шмальгаузен ([20], стр. 80), входят «в общую систему различий между закономерностями индивидуального развития (онтогенеза). Вторые неизмеримо сложнее и не могут быть сведены к первым даже тогда, когда между ними имеется на первый взгляд большое сходство».

Второй тип связи Рындзюнского. Преобразование одного органа делает излишним существование другого. Этот тип связей касается тех случаев, когда преобразование одного органа в филогенезе животного делает излишним функции другого и тем самым становится условием его редукции. Как указывает Рындзюнский, к этому типу относятся субституции. Таким образом субституция, как совершенно особая категория дейталлаксов, выделяется в особый раздел филетических корреляций иным типом взаимосвязи органов, резко отличным от типа связей в филетических координациях. Разнообразные явления замены органов и функций могут быть объединены в три группы соответственно их морфологическому, функциональному или биологическому значению, которые по своему характеру сходны с тремя типами координаций, разобранными выше.

Субституция органов Н. Клейненберга (1886) объединяет «все те случаи, когда старые органы разрушаются в течение филогенетического или онтогенетического развития и замещаются новыми органами, все равно, будут ли эти новые органы по своим первичным соотношениям им равноценны или нет» (N. Kleinenberg, 1886, стр. 216). А. Н. Северцов подчеркивает, что при морфологической субституции органов замещающий орган потомка имеет такое же функциональное значение, как и замещенный орган предка. При этом в громадном большинстве случаев функции органа потомка при субституции интенсифицируются. Классический пример субституции хорды хрящевыми, а затем костными позвонками хорошо иллюстрирует это положение. Шмальгаузен (1935) называет такие субституции гомотопными.

Явление физиологической субституции (Федотов, 1927) и субституции функции (Северцов, 1931) также связано с тем, что появление функции у нового органа делает излишним существование другого. При физиологической субституции прежний орган не редуцируется, а продолжает выполнять другие функции. При субституции функции встречаются разнообразные случаи полной или частичной редукции органа предка, а замещающий орган потомка несет функцию либо аналогичную (бегание — ползание), либо того же вида, но не аналогичную (зрение — обоняние и осязание), либо другого вида, но биологически равноценную. Эволюция способов дыхания и форм движения в онтогенезе на разных стадиях развития (Б. Матвеев, 1940) и в филогенезе дает прекрасные примеры подобных преобразований органов. Шмальгаузен (1935) называет эти субституции гетеротопными.

Третий тип связи Рындзюнского. Преобразование одно-

го органа освобождает другой от части его функций и тем самым становится условием для прогрессивного развития в нем новых функций. Здесь перед нами снова соотносительное эволюционное преобразование функции органов, но в отличие от явлений субституции прежний орган не только не редуцируется, но сам прогрессивно развивается в другом направлении. Типичным примером может служить любой случай смены функции Дорна (1878), когда в связи с новыми условиями среды происходит ослабление главной функции органа, что дает возможность прогрессивному развитию побочной второстепенной функции, которая в иных условиях среды становится главною функцией. При явлениях расширения функции (Л. Плате, 1924) и выпадения промежуточных функций (А. Н. Северцов, 1939) также происходит прогрессивное развитие новых функций, обычно более совершенных, за счет преобразования прежнего органа. В связи с тем, что смена функции, а также расширение функции и субституция функции связаны со сменой условий существования, процесс этот имеет громадное значение при переходе животного в новую среду, что было отмечено еще Дарвином.

Четвертый тип связи Рындзюнского. Преобразование одного органа используется рядом других для собственных изменений. Сюда относится ряд более частных типов филогенетических изменений органов, однако имеющих довольно широкое распространение. Активация функции органа, т. е. переход органа к более активной деятельности, обычно сопутствуется рядом преобразований в соседних органах, дающих связанный в одно целое, действующий аппарат. Различные типы строения челюстного и дыхательного аппарата рыб, разобранные при изучении его действия у живых организмов М. М. Воскобойниковым (1932), дают хорошие примеры подобных преобразований. Фиксация фаз, т. е. закрепление в филогенезе одной из нескольких фаз общей функции, как это разобрано Северцовым в эволюции конечностей млекопитающих при переходе от стопоходности к пальцеходности (1931), также может быть отнесена в эту группу филогенетических преобразований. Наконец, к этой же категории взаимоотношений относятся симиляция — переход ряда сегментальных образований, не сходных у предка по своим форме и функции, в сходные у потомка, а также иммобилизация — переход от активной функции в пассивное состояние.

Итак, мы рассмотрели последовательный цикл преобразования формы и функции органов в их взаимоотношении со средою в онтогенезе и филогенезе организма, как единой целостной системы. Мы видели, что, начиная с момента возникновения дочернего организма при оплодотворении, дальнейшее развитие организма определяется сложной и бесконечной по своему многообразию борьбой сочетаний наследственных и внешних факторов. Коррелятивные сдвиги в соотношении всех этих факторов развития в системе индивидуальных онтогенетических корреляций в каждом поколении дают многообразную изменчивость организации каждого поколения потомков. В процессе приспособительной эволюции каждый из новых вариантов проходит через неумолимо строгую проверку биологического значения каждого изменения в соответствующих условиях существования, даваемую естественным отбором. При неизмененных условиях существования или временных изменениях среды биологическое значение органа определяется его функционированием и различными путями физиологической приспособляемости. При длительных изменениях условий среды в ряде поколений начинается сложная цепь филогенетических корреляций. Через систему первичных изменений (проталлаксов) организм реагирует на новые условия существования, а эти изменения связываются в сложную

цепь дейталлаксов, перестраивающих всю организацию животного, целою системой филогенетических корреляций.

Однако система соотносительных изменений формы и функции органов в соотношении со средой не ограничивается отдельными организмами. Каждый организм является лишь представителем вида, как комплекса особей, жизнь которых подчиняется общим для всего вида закономерностям.

Экологические корреляции. Переходим к обсуждению вопроса о закономерностях соотносительной изменчивости функции и органов разных организмов, связанных в своей жизнедеятельности друг с другом. Эти связи могут носить характер внутривидовых коадаптаций между различными членами популяций и межвидовых коадаптаций между представителями разных видов животных, связанных друг с другом цепями питания, местообитания и т. д.

Круг этих вопросов, казалось бы, далек от проблемы корреляции и целостности организма. Изучение закономерностей соотносительной изменчивости функций и органов разных организмов — задача эволюционной экологии, перед которой, как это правильно отмечает С. А. Северцов (1941), возникает вопрос о целостности вида. Однако экология еще не встала на этот путь. Внимание экологов пока еще занято вопросами всех сложных взаимосвязей жизнедеятельности отдельных популяций и всеми абиотическими и биотическими факторами окружающей среды. При описании экологии отдельных видов накопился уже большой запас фактов, относящихся к явлениям коррелятивных связей органов и функций разных организмов, но факты эти остаются изолированными друг от друга, не сопоставленными между собою. Возникает потребность выделения всех этих явлений в особую категорию экологических корреляций, как соотносительных изменений органов и функций разных организмов.

В. Васнецов (1938) поднял вопрос об экологических корреляциях, в которые он вкладывает особое содержание. Экологическими корреляциями он называет связь отдельных частных взаимоотношений вида животных и внешней среды в общую целостную систему отношений, создающую единство всей жизнедеятельности животного во внешней среде. Исходя из этого, Васнецов выделяет три группы корреляций: энтокорреляции, определяемые внутренними физиологическими закономерностями развития, эктокорреляции, определяемые связью органов соотношением их с внешнею средою через функции и экологические корреляции, определяемые связями, зависящими от единства всей жизнедеятельности вида. Васнецов совершенно правильно поднял вопрос об экологических корреляциях, но сам он не дает их сравнительного анализа, считая анализ этих взаимоотношений задачей эволюционной экологии. Однако в отдельных разобранных им примерах совместно рассматриваются и биологические координации между отдельными органами и функциями одного организма и корреляции между разными организмами. Я считал бы более правильным соотношения органов и функций отдельного организма рассматривать в системе филогенетических корреляций, а в экологические корреляции выделить лишь взаимосвязи между разными организмами в системе вида, как постоянно меняющемся множестве организмов. Ведь в проблеме филогенетических корреляций животное также рассматривается не как физиологическая особь, но как представитель вида в его трансформации в эволюционном развитии.

С. А. Северцов (1941) корреляционную зависимость между органами двух особей, принадлежащих к одному виду, выделяет в особые типы коррелятивных зависимостей «внутривидовых координаций», ко-

торым он дает особое наименование «конгруэнций». С. А. Северцов указывает три группы зависимостей: 1) соотносительные изменения между эмбриональными приспособлениями детенышей и организацией взрослых особей, 2) соотносительные изменения между особями разных полов, 3) соотношения между полиморфными особями одного и того же пола и поколения. Таким образом, в системе соотносительных изменений формы, функции и среды в эволюции животных уже достаточно определенно выделился особый раздел соотносительных изменений органов и функций разных организмов. Я считал бы правильным в общей системе взаимоотношений дать им наименование экологических корреляций, не давая нового термина конгруэнций.

Как В. Васнецов, так и С. А. Северцов совершенно правильно объединяют анализ этих закономерностей в проблему целостности вида и разработку их ставят задачею эволюционной экологии.

В своей таблице я выделил экологические корреляции в особый раздел лишь в порядке постановки вопроса, не беря на себя смелость давать их анализ, так как это дело эколога.

В первую очередь я выделяю внутривидовые коадаптации, соответствующие конгруэнциям С. А. Северцова. Я отмечаю те же три группы соотношений: 1) соотношения полов, 2) соотношения родителей и потомства, 3) полиморфизм. Характер зависимостей между разными организмами в этих группах экологических корреляций сходен с характером зависимостей, отмеченных нами в филогенетических корреляциях.

Соотношения полов выражаются в соотносительных изменениях органов и функций самцов и самок и распадаются на три группы: 1) морфологические коадаптации половых органов самцов и самок, представляющие бесконечно разнообразные обоюдные приспособления; расстройство этих коадаптаций приводит к бесплодию; 2) физиологические коадаптации, обнимающие сложный вопрос гормональных взаимоотношений самцов и самок; 3) биологические адаптации, выражающиеся в многообразных взаимных приспособлениях к распознаванию и привлечению полов. Сюда относятся сложнейшие системы специальных органов: органы, выделяющие пахучие вещества, и, соответственно, органы, их воспринимающие; органы, воспроизводящие звуки и их воспринимающие; органы защиты и нападения в брачных состязаниях, явления полового диморфизма в окраске и т. д., и т. д.

Один только перечень возникающих здесь вопросов показывает, что перед исследователем открывается непочатый край интереснейших сравнительных эколого-морфологических исследований, вскрывающих важнейшие закономерности эволюции.

Соотношения родителей и потомства также обнимают широкий круг взаимных приспособлений, согласованно отражающихся на организации как родителей, так и детенышей. Среди них можно также выделить морфологические коадаптации органов родителей и потомства и биологические адаптации к заботе о потомстве. Несколько примеров[1], разобранных в статье о конгруэнциях С. А. Северцовым (1941), показывают, что и здесь неисчерпаемый источник интереснейших новых вопросов. Изучение приспособлений к лактации у детенышей млекопитающих, проведенное мной [8],

[1] О биологических взаимоотношениях между детенышем и матерью у разных грызунов, о взаимных приспособлениях к выкармливанию молоком у сумчатых, о коррелятивном отражении удлинения стадии куколки на строении взрослых особей зимней пяденицы, о коррелятивном влиянии способа кладки яиц взрослыми немертинами на строение личинок, а также о влиянии изменений личинок на материнский организм.

дает основание утверждать, что такого рода взаимные приспособления имеют широкое распространение.

Явления полиморфизма — также целая область исследований, весьма мало разработанная. Сюда относятся как вопросы о смене поколений в онтогенезе, затрагивающие всю сложную проблему метаморфоза, так и вопросы экологической разнородности состава сообществ, начиная от закономерностей распределения всей популяции вида на отдельные группы (косяки, стаи, стада) и кончая случаями крайнего полиморфизма пчел, муравьев, термитов и других насекомых.

Проблема межвидовых коадаптаций, т. е. проблема взаимных приспособлений между представителями разных видов животных,— совершенно самостоятельная область исследований, затрагивающих самостоятельный круг вопросов общей биологии. Беря в качестве примера лишь цикл взаимоотношений в цепи питания, мы видим последовательный ряд сложнейших взаимоотношений животных, как то: явления симбиоза, комменсализма, отношения хищника и жертвы, наконец явления паразитизма, которые подчиняются закономерностям эволюционного развития, разобранным нами в приспособительной эволюции отдельного организма, как представителя своего вида; в то же время необходимо согласованное эколого-морфологическое исследование обоих партнеров.

Таким бразом, начав наше рассмотрение с частных вопросов разных форм процесса обмена веществ между частями развивающегося организма, мы, через разбор взаимоотношений разнородных частей организма друг с другом в онтогенезе и филогенезе, пришли, все расширяя круг вопросов, к общебиологической проблеме приспособляемости. Мне кажется, что последовательный ход наших рассуждений вполне закономерен, и он определяет объем вопросов нового эколого-филогенетического направления зоологов-дарвинистов, объединяющих в одно целое интересы эволюционных морфологов, экологов, физиологов и механиков развития в целях вскрытия движущих факторов эволюции.

Проследя весь цикл преобразования организации животных в онтогенезе и филогенезе, мы видим, что эволюционное развитие действительно представляет единый приспособительный процесс взаимного преобразования формы и функции организмов, определяемого взаимоотношением со средою. Общее направление этого процесса демонстрирует правильность положений диалектического материализма, который «рассматривает вещи и понятия в их связи, в их взаимном соотношении, в их взаимодействии и в обусловленном этим взаимодействием изменении, в их возникновении, развитии и исчезновении» (Маркс и Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 379).

Выводы

1. Разнородные толкования биологами разных специальностей системы коррелятивных связей в преобразовании строения и функции органов при их взаимоотношении со средою отражают лишь отдельные стороны единого общего процессса соотносительной изменчивости органов в эволюции. Они могут быть сведены в единую систему соотносительной изменчивости органов в онтогенезе и филогенезе как едином процессе адаптивной эволюции при понимании филогенеза как совокупности исторического ряда онтогенезов.

2. Индивидуальное развитие каждого поколения перестраивается под влиянием следующих факторов: 1) разнородности наследственных зачатков при скрещивании, 2) коррелятивных сдвигов в соотношении

между частями зародыша при процессах формообразования, 3) изменений условий среды. Изучение закономерностей индивидуального развития и системы индивидуальных или онтогенетических корреляций вскрывает источники возникновения изменчивости в новых поколениях животных. Типы корреляций Шмальгаузена (геномные, морфогенетические и эргонтические) отражают основные этапы преобразования формы и функции органов в онтогенезе (см. выше таблицу) и могут быть положены в основу закономерностей соотносительной изменчивости органов в онтогенезе организма как целостной системы.

3. При сохранении в новых поколениях тех же отношений к условиям существования как у родительских форм вид сохраняет тот же адаптичный тип, вследствие элиминации всех инадаптивных вариантов. Однако в онтогенезе ряда поколений происходит внутренняя перестройка под воздействием стабилизирующего отбора [21].

4. При временных изменениях условий среды в жизни отдельных поколений особей происходит преобразование функции и формы их органов, соответственно изменениям условий среды, через разные способы физиологической приспособляемости. Эти изменения организации не сохраняются в новых поколениях, но меняют адаптивный тип отдельных поколений особей.

5. При изменениях отношений организмов к условиям среды или изменении самих условий существования, носящих постоянный характер в ряде поколений онтогенезов, адаптивный тип организации животных меняется через сложную систему филогенетических корреляций. При этом в новых поколениях естественным отбором отбираются новые сочетания приспособительных признаков, соответствующие новым отношениям организма к среде. Филогенетические изменения совершаются через координационную цепь: изменения внешних факторов среды → первичные изменения в эктосоматических органах (проталлаксы) → вторичные коррелятивные изменения (дейталлаксы).

6. Первичные изменения — проталлаксы — охватывают собой шесть типов преобразований формы и функции органов, приспособляющих организм к новым взаимоотношениям с условиями существования, которые были включены А. Н. Северцовым в группу принципов или типов филогенетических изменений органов. Сюда относятся: 1) усиление функции — сопутствуется прогрессивным развитием органа, 2) ослабление функции — сопутствуется регрессивным развитием органа (рудиментацией), 3) увеличение числа функций, филогенетическое разделение функции — сопутствуется процессом дифференциации органа, 4) уменьшение числа функций — сопутствуется специализацией органа, 5) возникновение новых функций — сопутствуется развитием нового органа, 6) выключение функции — сопутствуется редукцией органа (афанизией).

7. Первичные изменения вызывают цепь вторичных изменений — дейталлаксов, составляющих систему филогенетических корреляций. В первую очередь выступает система зависимостей органов, соответствующая четырем типам связей преобразований органов в филогенезе согласно Рындзюнскому [12]. По Рындзюнскому преобразование одного органа либо требует преобразования другого, либо делает излишним функции другого, либо освобождает другой от части его функции, либо используется другим (см. таблицу). Каждый из этих типов связей объединяет ряд филогенетических изменений сопряженных органов, соответствующих характеру данной зависимости. Первый тип связи объединяет в себе типы филогенетических корреляций, относящихся к системе координации или филетических корреляций Северцова и Шмальгаузена: 1) топографические координации — морфологические, организационные коадаптации органов; 2) динамические

координации — функциональные, морфо-физиологические коадаптации органов; 3) биологические координации — адаптационные изменения независимых органов. Второй тип связей объединяет филогенетические изменения организации животных, относящиеся к системе субституций, которые, таким образом, входят в систему филогенетических корреляций. Субституции разделяются на три группы соответственно типу замещения: 1) морфологические — субституции органов Клейненберга; 2) биологические замещения — субституции функции Северцова; 3) функциональные — физиологические субституции Федотова. Третий тип связей по своему характеру определяет вторичные изменения в органах, относящиеся к принципам смены функции Дорна, расширения функций Плате и выпадения промежуточных функций Северцова. Четвертый тип связей собирает отдельные частные типы филогенетических изменений органов Северцова: активация функций, фиксация фаз, симиляция (уподобление) и иммобилизация (слияние). Таким образом, система филогенетических корреляций как система дейталлаксов тем самым расширяется. Помимо филетических корреляций Северцова и Шмальгаузена в нее входят типы субституций и две группы частных филогенетических изменений формы и функции органов характера принципов, или типов Северцова.

8. В общую систему коррелятивных связей формы, функции и среды могут быть отнесены также соотносительные изменения формы и функции разных организмов, связанных друг с другом в своей жизнедеятельности. Они составляют особый раздел экологических корреляций, которые объединяют явления экологических корреляций Васнецова [2] и конгруэнций С. А. Северцова [15]. Таким образом, перед биологами открывается очень мало разработанная область исследований, объединяющая интересы морфологов, экологов и физиологов. Экологические корреляции могут быть разделены на две группы (см. таблицу): I — внутривидовые коадаптации и II — межвидовые адаптации. В первую группу входят: 1) соотношения полов (морфологические, физиологические коадаптации и биологические адаптации), 2) соотношения родителей и потомства (морфологические коадаптации органов родителей и детенышей и биологические адаптации к заботе о потомстве), 3) явления полиморфизма (онтогенетическая смена поколений, разнородный состав сообществ). Вторая группа межвидовых коадаптаций объединяет явления симбиоза, комменсализма, взаимоотношений хищника и жертвы и паразитизма.

Литература

1. Beurlen K., Die Stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre, Jena, 1937.— 2. Васнецов В,. Экологические корреляции, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 4. 1938.— 3. Гаузе Г., Экологическая приспособляемость, Успехи современной биологии, т. XIV, вып. 2, 1941.— 4. Дарвин Ч., Собр. сочинений. т. 3, 1939.— 5. Lubosch W., Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, Bd. 1, 1931.— 6. Матвеев Б., Закономерности эволюционной морфологии, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 4, 1939— 7. Матвеев Б., О смене функции, Журнал общей биологии, т. 3, № 3, 1940.— 8. Матвеев Б., Приспособление к лактации, Зоологический журнал, т. XXI, вып. 3, 1942.— 9. Машковцев А., Тр. Ин.-та эвол. морфологии АН СССР, Сборн. пам. А. Н. Северцова, т. 1, 1939.— 10. Meckel I., System d. vergl. Anatomie, Bd. 1, T. 1, Halle, 1821.—11. Russel E., Form and Function, London, 1916.— 12. Рындзюнский А., Типы связей в филогенезе, Тр. Ин-та эвол. морфол. АН СССР, Сборн. пам. А. Н. Северцова, т. 1, 1939.—13. Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции, Киев, 1912.—14. Северцов А. Н,, Морфологические закономерности эволюции, Jena, 1931, Москва, 1939.— 15, Северцов С. А. О конгруэнциях, Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир., Отд. биолог., т. XLIX (5—6), 1941.—16. Филатов Д. П,, Механика развития, Журнал общей биологии, т. IV, вып. 1, 1943.— 17. Franz V., Der biologische Fortschritt, Jena. 1935.—18. Шмальгаузен И., Зна-

чение корреляции в эволюции животных, Тр. Ин-та эвол. морф. АН СССР, Сборн. пам. А. Н. Северцова, т. 1, 1939.—19. Шмальгаузен И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 1-е изд. 1938, 2-е изд. 1942.—20. Шмальгаузен И., Пути и закономерности эволюционного процесса, М.—Л., 1939.—21. Шмальгаузен И., Журнал общей биологии, т. 1, № 3, 1940.

ON THE SYSTEM OF CORRELATIVE VARIATIONS OF FORM, FUNCTION AND ENVIRONMENT IN THE EVOLUTION OF ANIMALS

B. S. MATVEIEV

Institute of Zoology, State University of Moscow and Institute of Evolutionary Morphology USSR Academy of Sciences

Summary

The purpose of the present work was to link up different types of correlations of organs and their functions, as dependent on life conditions in the ontogenesis and phylogenesis into a united process. In the first line the author gives an analysis of individual and ontogenetic correlations (Schmalhausen, 1935, 1939) and discusses their further transformation in the charge of evolution of a consecutive series of generations. In the case of unstable changes in life conditions, in the life of separate individuals and generations, different modes of functional (ecological) adaptation become operative (Häuse, 1941). The author discusses further different modes of phylogenetic correlations associated with the variations in life conditions, which become stable in a number of generations. Six types of variations in the function and structure of organs are established in the first line, which are to be classed as primary variation: protallaxis (A. N. Sewertzoff, 1912). Then follows the system of secondary, correlative variation, deutallaxes. Among deutallaxes are classed as the first group four types of correlations of organs in the phylogenesis (see table above).

These have been analysed by A. Ryndzunsky, 1939. According to these four types of connections, the cycle of phylogenetic correlations becomes extended. Aside from the phyletic correlations suggested by Sewertzoff and Schmalhausen (1st type), various types of substitutions become operative (N. Kleinenberg, 1892; D. Fedotov, 1927; A. N. Sewertzoff, 1931). The third and fourth groups comprise moreover the remaining types or principles of phylogenetic variation of organs (A. Dohrn, 1878; L. Plate, 1922; A. N. Sewertzoff, 1931). In concluding the author touches at the problem of correlations between organs and functions in different indviduals, which he separates as a distinct group of ecological correlations, the inter- and intraspecific ones (V. Vasnecov, 1938, S. A. Severtzov, 1941).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 1

НАХОЖДЕНИЕ В ВОДАХ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ КОЛЬЧАТОГО ЧЕРВЯ NEREIS SUCCINEA

Н. СПАССКИЙ

Лаборатория гидробиологии Волго-Каспийской станции ВНИРО

Nereis succinea был найден нами в водах Северного Каспия в 1944 г. во время осеннего рейса судна Волго-Каспийской станции ВНИРО «Дельфин», будучи обнаружен в большом количестве в желудках осетра. Место нахождения — широта 44°03′ с. и долгота 47°55′ в. (с.-в. свал отмели о. Чечень), дата — 30.IX.1944. Находка эта вызывает немалый интерес уже потому, что вселение Nereis в воды Каспия, как и акклиматизация промысловых рыб, является от начала до конца делом рук человека, в данном случае — плодом многолетней, кропотливой и блестяще проведенной работы двух наших лабораторий: Лаборатории зоологии беспозвоночных Зоологического института Московского университета (под руководством Л. А. Зенкевича) и Лаборатории бентоса Института рыбного хозяйства и океанографии (под руководством А. А. Шорыгина и А. Ф. Карпевич).

Просмотр желудков и кишечников осетра производился сразу после тралирования в палубной обстановке. Из десяти просмотренных рыб у шести желудки оказались пустыми, но кишечники их содержали сильно переваренную кашицу с трудно распознаваемыми невооруженным глазом остатками Nereis. У трех экземпляров были найдены хорошо сохранившиеся обрывки этого червя, а один желудок оказался набитым нереидами. Сохранность их была настолько хорошая, что не оставалось сомнения в том, что осетр питался ими в районе, очень близком к месту тралирования. Из желудка было извлечено до 150 штук Nereis размерами около 10 см. На месте тралирования мы исследовали дно при помощи дночерпателя Петерсена (площадь охвата 0,1 м²), однако положительных результатов не получили.

Обнаружение Nereis в желудках такой ценной породы, как осетр, вызывает особый интерес. Оно свидетельствует, во-первых, о больших количествах нового представителя каспийской фауны (хотя бы местами) и, во-вторых, о начавшемся уже использовании его промысловыми рыбами.

Блестящий по своим первым результатам опыт акклиматизации Nereis succinea — нового представителя донной фауны, пересаженного в 1939—1940 гг. в Каспийское море, в целях повышения кормовой базы рыб этого водоема, открывает немалые перспективы перед работниками науки и промышленности и вплотную приводит нас к решению проблемы реконструкции фауны Каспийского моря. Находка Nereis succinea обязывает Волго-Каспийскую станцию ВНИРО углубить работы по изучению бентоса Каспия и выяснению судьбы его новых компонентов. Необходимо уделить особое внимание другому организму, перенесенному в Каспий вместе с Nereis,— моллюску Syndesmya, до сих пор еще не обнаруженному в новом для него водоеме.

DISCOVERY OF THE ANNELID NEREIS SUCCINEA IN THE NORTH CASPIAN

N. SPASSKY

All-Union Institute for Fisheries and Oceanography, Laboratory of Hydrobiology of the Wolga-Caspian Station

Summary

The author discovered in the stomachs of Acipenser güldenstaedt caught near isle Chechen Nereis succinea (annelids); this worm wa transferred to the Caspian sea in 1939—1940. All the ten sturgeons o the catch the 30th of September 1944 examined were found to contain in their intestines these annelids; 150 individuals were extracted from the stomach of one of them, the length of the worms attaining 10 cm. This found should be interpreted to mean that the attempt of acclimatizing Nereis succinea in the Caspian sea proved a sucess and that this species has now entered into the composition of the food rations of such important industral fishes as A. güldenstaedti.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 1

ПЕРВЫЕ УСПЕХИ РЕКОНСТРУКЦИИ ФАУНЫ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Я. А. БИРШТЕЙН и А. Ф. КАРПЕВИЧ

Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ и лаборатория гидробиологии ВНИРО

Одним из наиболее эффективных способов повышения биологической и в частности промысловой продуктивности водоемов следует считать реконструкцию фауны путем акклиматизации новых для этих водоемов организмов.

Располагая общей картиной количественного распределения фауны того или иного водоема, историей ее формирования, характеристикой цикла биогенных элементов и, наконец, пищевых взаимоотношений между отдельными компонентами фауны,— мы можем ставить вопрос о наиболее рациональном в хозяйственном смысле изменении конструкции процесса биологического продуцирования, либо всего в целом, либо в отдельных его звеньях.

Поставлен на очередь дня вопрос о внесении в водоемы даже морских удобрений, в целях усиления процесса развития первичного звена пищевой цепи — растительных организмов [16]. С другой стороны, накопился уже довольно значительный опыт по разведению в пресных водоемах, а отчасти и в морских, некоторых ценных в промысловом отношении рыб (карп, сиги, форели, кефаль, лососи и др.), т. е. опыт по реконструкции фауны, распространяющейся только на конечное звено пищевой цепи — рыбу.

В последние годы в СССР удалось продвинуть всю проблему в целом дальше и поставить вопрос о реконструкции не только конечных, но и промежуточных звеньев пищевой цепи, иначе говоря кормовой базы рыб. Этим способом мы ближе подходим к увеличению потенциальной продуктивности водоемов. При этом акклиматизационные мероприятия должны иметь целью внесение в фауну водоема таких форм, которые либо обладают способностью более полного использования первичных кормовых ресурсов, либо представляют более высокие качества как кормовые объекты для рыб, либо сами собой представляют ценность как промысловые объекты.

10 лет тому назад Л. А. Зенкевич и Я. А. Бирштейн выступили в печати с предложением реконструировать донную фауну Каспийского и Аральского морей путем акклиматизации в них кормовых животных из Азовского моря, а в Аральском также и из Каспийского [9]. Эта идея зародилась при количественном изучении донного населения Каспия. При сравнении полученных для северного Каспия показателей биомассы бентоса с аналогичными данными по другим морям выяснилась бедность Каспия донными беспозвоночными [4]. Так, например, было установлено (1935 г.), что биомасса бентоса северного Каспия на единицу площади в пять раз меньше, чем в Баренцовом море, и в четыре раза меньше, чем в Азовском море. Особенно интересным является сравнение северного Каспия с Азовским морем. Оба водоема очень близки друг к другу по своему физико-химическому режиму.

Они характеризуются сходными средними глубинами (северный Каспий — 6,2 м, Азовское море — 6,8 м), сходной средней соленостью (северный Каспий — около 10‰, Азовское море — 11,2‰), сходными грунтами. Как Азовское море, так и северный Каспий находятся под мощным воздействием речного стока (Дона и Волги), обеспечивающего их питание биогенными элементами. Оба водоема представляют собой обширные мелководные заливы, соединенные с глубоководными котловинами Черного моря и среднего Каспия, куда стекают их опресненные воды. Эти данные говорят о том, что возможности развития донной жизни в северном Каспии не должны особенно уступать таковым в Азовском море. Между тем различие в населенности обоих морей донной фауной очень велико. Оно сказывается и на ихтиофауне. Темп роста леща и многих других рыб в Азовском море выше, чем в Каспийском [12]. Поскольку биомасса кормовых животных в значительной степени определяет запасы промысловых рыб, это различие выступает в качестве крупной народнохозяйственной проблемы.

Каковы же его причины? Повидимому, объяснить его современными физико-географическими условиями наших южных морей не представляется возможным. Мы пытались показать, что различие в населенности дна Каспия и Азовского моря связано с историей этих водоемов и их фауны [4, 9, 12]. Как известно, в третичное время они оба входили в состав громадного изолированного от океана солоноватоводного бассейна, включавшего кроме того и современные Черное и Аральское моря. Этот водоем подвергался многократным изменениям солености, переработавшим его исходно-морскую фауну. Впоследствии он распался на отдельные водоемы; Каспий и Азовско-Черноморский бассейны оказались изолированными друг от друга, сохранив тождественную или очень сходную фауну. Когда возникло соединение Азовско-Черноморского бассейна со Средиземным морем, произошло вселение в Черное и Азовское моря средиземноморской, т. е. океанической фауны. Древние солоноватоводные обитатели этих морей отступили в опресненные участки (Таганрогский залив, Одесско-Бугский лиман), где и дожили до наших дней. Каспий продолжал оставаться изолированным от океана и сохранил свою древнюю фауну. Если посмотреть, какой из двух разнородных фаун обязано Азовское море своей высокой бентической продуктивностью, то окажется, что несколько более 98% всей массы населяющих его донных животных приходится на долю вселенцев из Средиземного моря и только менее 2% — на долю древних солоноватоводных обитателей. Невольно возникает мысль о том, что первые в большей степени способны использовать возможность водоема, чем вторые. Действительно, целый ряд авторов, к которым полностью присоединяемся и мы, считает древнюю солоноватоводную фауну Каспия и Азовского и Черного морей угнетенной и вырождающейся. При этом характерно, что количественное развитие этой фауны в Каспийском, Азовском и Аральском морях приблизительно одинаково. Отсюда был сделан такой вывод: следует попробовать, фигурально выражаясь, исправить ошибку природы и заселить Каспий ценными кормовыми для рыб беспозвоночными средиземноморского происхождения, которые бы развились там в большем количестве, чем местные древние формы.

Целесообразность подобной попытки подтверждается некоторыми весьма интересными факторами: несколько видов средиземноморского происхождения, случайно попав в Каспий из Азовского и Черного морей, за короткий срок размножились там гораздо сильнее, чем местные древние обитатели. Это — моллюск Mytilaster lineatus [6, 8], креветки Leander adspersus, L. squilla [14, 16] и возможно, водоросли Rhizosolenia calcar-avis [12]. Наконец, перевезенные в 1930—1932 гг.

из Черного моря в Каспий кефали также успешно акклиматизировались там и составляют сейчас немаловажный объект промысла.

Mytilaster был перевезен на днищах судов, к которым он прикрепляется, около 25 лет тому назад [6]. В настоящее время он занимает почти все море, за исключением его глубоководных и сильно опресненных частей, и по массе несомненно значительно превосходит всех остальных каспийских беспозвоночных вместе взятых [8]. К сожалению, кормовое значение Mytilaster для рыб невелико. В настоящее время трудно сказать, оказалась ли выгодной в народнохозяйственном отношении его случайная акклиматизация. Положительные результаты массового развития перевезенных вместе с кефалью креветок пока также еще не учтены.

В отношении планктонной водоросли Rhizosolenia, попавшей в Каспий неизвестным нам путем еще позже, чем креветки, можно смело утверждать, что она является вредным сорняком. Количественное ее развитие, подобно Mytilaster, громадно: в 1935 г. она составляла около 90% массы всего каспийского фитопланктона, причем развитие гораздо более ценных в кормовом отношении форм вследствие ее массового распространения резко уменьшилось [12].

Основываясь на этих фактах и соображениях, Л. А. Зенкевич и Я. А. Бирштейн поставили проблему реконструкции кормовой фауны Каспия путем акклиматизации там наиболее ценных в кормовом отношении представителей азовской фауны средиземноморского происхождения [9]. Предстояло пересмотреть всю азовскую фауну и выбрать из состава азовских кормовых беспозвоночных кандидатов на переселение, которые должны были удовлетворять целому ряду требований: 1) они должны являться одним из основных компонентов пищи промысловых рыб, общих Каспийскому и Азовскому морям; 2) должны являться массовыми формами донной фауны; 3) должны обладать способностью размножаться в каспийской воде, несколько отличающейся от азовской по составу солей; 4) должны быть достаточно стойкими для того, чтобы перенести перевозку, 5) должны быть лишены паразитов, которые могли бы оказаться вредными для каспийских рыб.

Совершенно очевидно, что для решения этих вопросов надо было провести весьма трудоемкие экспериментальные работы и лишь после этого переходить к осуществлению акклиматизационных мероприятий.

С 1936 г. начались экспериментальные работы, в результате которых был составлен список, включающий около десятка форм, отвечающих указанным требованиям; при этом для первоочередной пересадки было выбрано два вида — многощетинковый червь Nereis succinea и моллюск Syndesmya ovata. Оба эти вида оказались способными переносить колебания солености от 2 до 35‰ и температуры от 1—2 до 28—30°, что позволяло рассчитывать на широкое их распространение в Каспии. Далее они обнаружили значительную стойкость к дефициту кислорода у дна. В Азовском море они приурочены преимущественно к мягким грунтам. В Каспийском море зоны мягких грунтов, характеризующиеся периодическим уменьшением содержания кислорода у дна, населены чрезвычайно слабо. Между тем именно они являются основными местами откорма целого ряда важнейших промысловых рыб, и их обогащение кормовыми животными особенно важно. На основании нескольких серий физиологических экспериментов было установлено, что различия в химическом составе азовско-черноморской и каспийской воды не являются препятствием к существованию в последней азовско-черноморских животных [2, 11]. Особенно убедительными в этом отношении могут считаться эксперименты Г. М. Беляева, которому удалось получить в аквариуме с каспийской водой созревание, размножение и начало постэмбрионального развития Nereis succinea [1].

Параллельно этим работам, Н. Латышевой и И. Мишуновым, под руководством проф. В. А. Догеля и проф. А. А. Скворцова, проводилось паразитологическое обследование некоторых азовских беспозвоночных и в первую очередь Nereis succinea, Syndesmya ovata, которое показало, что обе формы лишены таких паразитов, которые могли бы принести вред каспийским рыбам [15]. Наконец, Е. Бокова разработала методику перевозки червей и моллюсков в искусственном грунте, составленном из активированного угля и песка, подобрала оптимальную для перевозки температуру и сконструировала изотермические ящики, вмещающие большое количество предназначенных к перевозке животных. Таким образом, все было подготовлено к последнему этапу нашей работы — самой перевозке.

Места высадки и находки беспозвоночных.

Во время наших экспериментальных работ на Черном и Азовском морях донное население Каспийского моря подверглось резким и неожиданным изменениям. Между 1935 и 1937 гг. запасы донных животных северного Каспия уменьшились в 6 раз [5]. Это снижение не замедлило сказаться на запасах частиковых рыб, питающихся донной фауной. Уловы воблы уменьшились, темп роста этой рыбы снизился. Анализ процесса уменьшения донного населения Каспия показал, что при этом биомасса видов средиземноморского происхождения (в частности Mytilaster) не только не уменьшилась, но даже увеличилась; они оказались более стойкими, чем представители древней солоноватоводной фауны [5]. Необходимость срочного восстановления и расширения кормовой базы северного Каспия сделала проблему акклиматизации в нем кормовых беспозвоночных особенно актуальной.

Пересадка была осуществлена в 1939 г. под руководством ВНИРО (Карпевич) и Института зоологии МГУ (Бирштейн). Поскольку выловить достаточное количество червей в открытом море оказалось невозможным, пересадочный материал был взят в лиманах Бердянской косы. Работы проводились осенью, когда в лиманах почти не оставалось воды и черви жили в заполнявшем лиманы сыром грунте. Этот грунт промывался, черви вылавливались, просчитывались и помещались в изотермические ящики, в которых поддерживалась температура 5—10°. В каждый ящик помещалось по 5 000 червей. В такой упаковке пересадочный материал был доставлен на судах в Ростов н/Д., а затем по железной дороге — в Махач-Кала и Баку. Из Махач-Кала и Баку живой груз на трех судах был доставлен к местам высадки в районах северного, среднего и южного Каспия (см. рисунок). Высадку червей произвели в следующих, заранее намеченных, точках: 1) на Гурьевской бороздине выпущено 13 000 экз., 2) у Пешных островов — 8000 экземпляров, 3) при входе в залив Кендерли высажено около 6000 экз. и 4) при входе в залив Кизил-Агач около 10 000 экз. Таким

образом, в Каспий в 1939 г. было всего переселено около 36 000 экземпляров. Животных высадили на илистые грунты. Температуры, солености и глубины несколько варьировали в различных местах высадки. От момента поимки в Азовском море до момента высадки в Каспийском черви прожили в аппаратах 8—10 дней [13].

В 1940 г. опыт перевозки был повторен. Червей добывали в тех же лиманах близ г. Осипенко, что и в 1939 г. Кроме червей в план перевозки был включен еще и моллюск Syndesmya ovata. Огромные количества синдесмии обитают в лиманах Бердянской косы и в близлежащих участках открытого моря. Плотность их в лиманах так велика, что с одного участка площадью в 5—6 м² было добыто 19 000 экземпляров. Выловленные синдесмии помещались на противни с илом и небольшим количеством воды; в них они оставались в течение всего пути до момента высадки (8—10 суток). При проведении работ по высадке, в первую очередь было высажено 4000 экземпляров червей южнее о. Чечень,— все они были в очень хорошем состоянии. Тремя днями позже на Уральской бороздине высадили 10 000 экз. червей и 12 000 экз. синдесмии в хорошем состоянии. И еще через 2 суток в районе Яичного Середка выпущено было 6000 червей и 6000 синдесмий; и те и другие были вялы. В Среднем Каспии при входе в залив Кендерли в 1940 г, было выпущено также около 6000 экз. червей в хорошем состоянии [7]. Таким образом за 2 года в Каспии было всего высажено 61 000 червей и 18 000 синдесмий. Отход при транспортировке составлял от 10 до 25%.

При выборе районов высадки руководствовались двумя моментами: с одной стороны, необходимо было заселить районы, имеющие промысловое значение, и с другой — найти места с подходящими условиями обитания для перевезенных животных. Выбранные места высадки не были тождественны по условиям обитания местам вылова червей, но вполне удовлетворяли основным требованиям. Места высадки отличались друг от друга по глубинам (глубина варьировала от 2 до 8 м), по температурным условиям, по соленостям (от 3,0 до 14,0‰), но эти различия находились в пределах, вполне приемлемых для высаженных животных, и позволяли надеяться, что черви здесь приживутся, и их личинки круговым течением каспийских вод будут разнесены по всему водоему.

Война прервала наши работы по акклиматизации, но поисковые работы в районах высадки червей проводились на Гурьевской бороздине в 1941 и в 1943 гг. и в заливе Кендерли. Положительных результатов они не дали и в течение 4—5 лет никаких сведений о судьбе вселенцев получить не удалось. Наконец, находка Н. Н. Спасского [17] оправдала затраченные на все мероприятия труды и средства.

Этот первый успех обязывает к углубленной дальнейшей разработке поставленной нами проблемы. Даже для Каспийского моря это только начало. Можно и нужно подобрать другие виды ценных кормовых животных как из Азовского моря, так и из других, быть может даже, весьма отдаленных, водоемов (Балтийское море, дальневосточные моря). Весьма вероятно, что для разных районов Каспия потребуются различные вселенцы. Далее, аналогичная проблема, пожалуй, не менее остро встает и по отношению к Аральскому морю, еще более бедному донным населением, чем Каспий. Возможно, что каспийская фауна может представить ценный материал для акклиматизации в Арале. Во всяком случае размножившиеся в Каспии кормовые азовские беспозвоночные со временем должны быть перевезены дальше в Аральское море.

В далекой перспективе все моря нашей страны, подобно южным морям, должны быть рассмотрены с точки зрения возможности плано-

мерной переделки их фауны в целях их наиболее полного хозяйственного использования.

Выводы

1. Реконструкция фауны водоемов может осуществляться двумя путями: изменением конечных звеньев пищевых цепей, т. е. введением в фауну этих водоемов хозяйственно ценных пород рыб, или изменением промежуточных звеньев пищевых цепей, т. е. расширением кормовой базы промысловых рыб. Авторы встали на второй путь.

2. При сравнении населенности донной фауны Азовского моря и северного Каспия выяснилась более слабая бентическая продуктивность последнего, что связано с разной геологической историей этих водоемов.

3. Продуктивность реликтовых форм, населяющих Каспий и опресненные участки Азовско-Черноморского бассейна, оказывается ниже продуктивности форм средиземноморского происхождения, населяющих большую часть Азовско-Черноморского бассейна.

4. Было предложено ввести в состав фауны Каспия наиболее ценных в кормовом отношении представителей азовской фауны средиземноморского происхождения.

5. В результате длительных экспериментальных работ был выработан список видов, подлежащих акклиматизации, доказана их способность жить и размножаться в каспийской воде, изучена их паразитофауна и разработана методика их перевозки. Для первоочередной пересадки были намечены Nereis succinea и Syndesmya ovata.

6. В 1939—1940 гг. была произведена пересадка. Материал собирался в окрестностях г. Осипенко (Бердянск) и перебрасывался в заранее выработанные пункты Каспийского моря (см. рисунок). Всего было высажено 61 000 экземпляров Nereis succinea и 18 000 экземпляров Syndesmya ovata.

7. 30 сентября 1944 г. Nereis succinea был обнаружен в кишечниках осетров, пойманных близ о. Чечень (сев. Каспий). Этим доказывается успешность акклиматизации Nereis succinea в Каспийском море.

8. Предлагается продолжить начатые работы, пересадив в Каспийское море других ценных в кормовом отношении беспозвоночных. Аналогичные работы должны быть проведены и на других водоемах СССР, в первую очередь на Аральском море.

Литература

1. Беляев Г. М., Развитие некоторых черноморских беспозвоночных в каспийской воде, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1939,—2. Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А., Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 4, 1940.—3. Бенинг А. Л., Проникновение в Каспийское море некоторых новых для него животных, Природа, № 4, 1936.—4. Бирштейн Я. А., Донное население Северного Каспия, (Рукопись.) — 5. Бирштейн Я. А., Годовые изменения биомассы бентоса Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 3, 1945. (В печати.) — 6. Богачев В. В., Руководящие окаменелости разреза Апшеронского полуострова, Тр. Аз. НИИ. вып. IV, 1932.—7. Бокова Е. Н., Акклиматизация азовской фауны в Каспийском море, Природа, № 7—8, 1941.—8. Броцкая В. А. и Неценгевич М. Р., Распространение Mytilaster lineatus в Каспийском море, Зоологический журнал, т. XX, вып. 1, 1941.— 9. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала, Рыбн. хоз. СССР, № 3, 1934.— 10. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., К вопросу об акклимматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 3, 1937.— 11. Зенкевич Л. А., Действие пониженной и повышенной солености вод Черного и Каспийского морей на некоторых черноморских беспозвоночных (к вопросу об акклиматизации черноморских беспозвоночных в Каспийском море), ч. I и II, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 5 и 6, 1938.— 12. Зенкевич Л. А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых

(для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки, Бюлл. МОИП, т. XLIX (1), 1940.—13. Карпевич А., Планомерная переделка фауны Каспия, Природа, № 3, 1940.—13. Лавров-Навозов Н. П., Черноморская креветка в Каспийском море, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 3, 1939.—15. Латышева Н. Паразитофауна некоторых беспозвоночных Азовского моря в связи с вопросом о пересадке их в Каспий, Учен. записки ЛГУ, № 43. 1939.—16. Макаров А. К., Новая для Каспийского моря черноморская креветка, Природа, № 4, 1940.—17. Спасский Н., Нахождение в водах Северного Каспия кольчатого червя Nereis succinea, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 1, 1945.—18. Харди, Г. Ф., Наука в помощь рыбоводству, Британский союзник, № 39 (111), 24. IX. 1944.

FIRST STEPS IN RECONSTRUCTION CASPIAN FAUNA

L. A. ZENKEVICH, J. A. BIRSTEIN, A. F. KARPEVICH

Department of invertebrate Zoology, The State University of Moscow, and All-Union Institute for Fisheries and Oceanography, Laboratory of Hydrobiology

Summary

1. The reconstruction of water-reservoir-fauna may preceed along two ways: by changing the ultimate links of the food-chains, i. e. by introducing into the fauna of those reservoirs economically valuable fish-varieties, or by changing the intermediate links of the chains, i. e. by extending the food-reserves of the fish varieties in question. The present authors prefer the latter alternative.

2. A comparative investigation of densities of the bottom faunas of the Azof sea and of the north Caspian has shown that the low benthic productivity of the latter is due to the peculiarities of its geological history which had been different from that of the Azof sea.

3. The productivity of the relict forms inhabiting the Caspian and the freshened areas of the Azof—Black-Sea basin has found to be lower than that of the forms of Mediterranean origin inhabiting the major part of the Azof—Black-Sea basin.

4. It was decided io introduce into the composition of the Caspian fauna representatives of the Azof fauna of Mediterranean origin, and most valuable as to their nutrient qualities.

5. After lengthy experimental work a list of species to be acclimatized has been worked out, the viability and fertility of these species under conditions of Caspian water tested, their parasitic fauna investigated, and a method of transporting them worked out. The first to be transferred were Nereis succinea and Syndesmya ovata.

6. The transfer took place in 1939—1940. The material was collected in the environs of the town Ossipenko (Berdiansk) and transported to previously selected points of the Caspian Sea (see Figure). A total of 61 000 specimens of Nereis succinea and 18 000 specimens of Syndesmya ovata were transferred.

7. On September 30th 1944 Nereis succinea annelids were discovered in the intestines of the sturgeons caught near the isle Chechen (north Caspian). This is evidence of a successful acclimatization of Nereis succinea in the Caspian sea.

8. The next step of the work will consist in transferring to the Caspian sea several other invertebrates representing valuable food material. Similar work should be carried out in other water reservoirs of this Country, and in the Aral sea in the first line.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ PARAMAECIUM CAUDATUM РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА

(Индивидуальное старение простейших)

Т. Г. МАРКОВА

Кафедра зоологии Ленинградского государственного педагогического института им. Герцена (зав. кафедрой проф. Ю. И. Полянский)

«Физиология размножения и физиологические различия отдельных стадий жизненного цикла простейших почти не затронуты изучением. Если учесть, что цикличность жизненных процессов — одно из основных свойств живых организмов, то несомненно, что физиологическая характеристика стадий жизненного цикла Protozoa представляет одну из актуальнейших проблем изучения» [11].

Приведенные соображения побудили лабораторию зоологии Педагогического института имени Герцена вплотную заняться разрешением вопросов, связанных с изучением физиологических особенностей отдельных стадий жизненного цикла простейших. Специальное внимание привлекла проблема старения инфузорий, проблема не новая, поставленная еще в 1882 г. Вейсманном (Weismann [2]) и экспериментально разрешаемая в работах Мопа (Maupas [17, 18]), Р. Гертвига (R. Hertwig [7, 8]), Калкинса (Calkins, 1902—1906 [15]), Энрикеса (P. Enriques [12, 13]), Вудрефа (Woodruff, 1907 [3]), Эрдманн (Erdmann, 1913) и ряде других (более подробно см. у Калкинса [14] или Полянского [19]). Взгляд на старение инфузорий в ряде следующих друг за другом поколений сменился высказанной впервые Гартманном (Hartmann [5, 6]) точкой зрения об «индивидуальном старении» простейшего в промежутке между двумя следующими друг за другом делениями. Интересны с этой точки зрения работы по «онтогении клетки» Токина [21, 22, 23] и его сотрудников (Токин и Горбунова [24], Айзупет [1], Теплякова [20], Горбунова [9]). В отношении простейших Трофимович [25] и Горбунова [10] обнаружили некоторое изменение чувствительности инфузорий (Paramaecium) в различные промежутки времени между двумя последовательными делениями к цианистому калию, метиленовой синьке и хинину. Киддер (Kidder [16]) показал, что в момент деления в макронуклеусе инфузорий происходит перестройка с элиминацией его части.

Однако все эти данные имеют весьма предварительный характер; поэтому было необходимо изучить детально физиологические изменения у инфузорий в промежутке между двумя делениями.

В данной работе основным критерием физиологических различий взята устойчивость инфузорий различного возраста после деления к действию ряда солей.

Материал и методы работы

Объектом нашего исследования была Paramaecium caudatum. Для опытов были использованы три клона. Два клона выведены из инфузорий, выловленных в прудах Петродворецкого биологического института и третий — из инфузорий, выловленный в пруде г. Вологды. Для культуры Paradaecium caudatum необходимо было создание строго определенных, постоянных внешних условий. Сенной настой с изменяющейся бактериальной флорой и кислотностью не мог служить для этой цели, поэтому применялась минеральная среда Лозинского, которая имеет следующий состав: $NaCl$ — 0,1%; KCl — 0,001%; $CaCl_2$ — 0,001%; $MgSO_4$ — 0,001%; $NaHCO_3$ — 0,002%. Приготовленный раствор разливался в колбочки, которые стерилизовались в автоклаве в течение 30 минут при давлении в 1,5 атмосферы.

Ежедневно использовалась одна колбочка минеральной среды, в которую на платиновой петле спускалось определенное количество дрожжей для питания инфузорий. Дрожжи росли в пробирках на агар-агаре. Приготовленная питательная среда разливалась в часовые стекла, туда рассаживались инфузории, по 20—30 экземпляров в каждое. Часовые стекла помещались в термостат при температуре 24°С. Перед употреблением посуда стерилизовалась.

Каждый день инфузории пересаживались в свежий раствор, причем количество их в каждом стекле сохранялось одним и тем же; избыток инфузорий, полученный в результате деления, уничтожался.

В результате наблюдения за темпом деления было установлено, что инфузории при 24°С делятся в среднем два раза в сутки. Исходя из этого, возраст инфузорий между двумя делениями определялся в два, четыре, шесть, восемь и десять часов. Опыты производились следующим образом. Из часовых стекол с Paramaecium вылавливались делящиеся инфузории, которые высаживались по три, четыре или пять экземпляров в отдельные часовые стекла с питательной средой. Время отсаживания их точно фиксировалось по часам. Затем они выдерживались в термостате определенное количество времени. По истечении положенного срока инфузории подвергались воздействию различных солей.

С этой целью при комнатной температуре они высаживались в солонку. Избыток питательной среды из нее отсасывался настолько, чтобы инфузории могли двигаться в небольшой капле не подсыхая, а затем солонка почти до края заполнялась раствором соли определенной концентрации. Этот момент точно фиксировался по часам.

Все эти манипуляции и дальнейшие наблюдения производились под лупой. Так как применялась смертельная концентрация солей, то через несколько минут темп движения инфузорий постепенно замедлялся. Критерием смерти считалось полное прекращение движения ресничек, которое не возобновлялось после нескольких встряхиваний. После прекращения работы ресничек плазма инфузории сразу или постепенно распадалась.

В первых опытах с хлористым калием было использовано по 50 инфузорий. В следующих — минимальным количеством Paramaecium было 70.

1. Выживание Paramaecium caudatum различного возраста при действии хлористого калия

Для испытания чувствительности инфузорий в различное время после деления, были использованы хлористый калий и хлористый кальций, как соли с катионами различной валентности, с катионами-антагонистами. В опытах были подобраны такие концентрации, при которых инфузории могли жить по крайней мере минут двадцать (сильные концентрации, убивающие инфузорий в одну-две минуты, не могли дать точных показателей). Для хлористого калия такой концентрацией оказалось $\frac{N}{20}$ KCl.

Результаты опытов приведены в табл. 1.

Все опыты протекали с 10 марта по 29 апреля 1937 г.

Нами была высчитана средняя чувствительность для инфузорий различного возраста; результаты этих вычислений приведены в табл. 2.

Таблица 1

$KCl \frac{N}{20}$ Клон 1

Время выживания инфузорий в минутах	Количество выживающих инфузорий различного возраста					
	Делящихся	2-часовых	4-часовых	6-часовых	8-часовых	10-часовых
5—10	—	1	—	—	—	—
10—15	1	6	7	2	—	—
15—20	11	5	2	3	4	—
20—25	10	5	4	5	2	—
25—30	6	11	6	9	10	3
30—35	7	7	9	10	3	3
35—40	6	7	12	7	8	10
40—45	10	3	7	6	12	10
45—50	15	4	1	2	5	8
50—55	6	1	2	3	3	1
55—60	12	—	—	0	0	7
60—65	4	—	—	3	1	1
65—70	6	—	—	—	2	1
70—75	3	—	—	—	—	1
75—80	1	—	—	—	—	1
80—85	0	—	—	—	—	3
85—90	0	—	—	—	—	1
90—95	0	—	—	—	—	—
95—100	0	—	—	—	—	—
100—105	2	—	—	—	—	—
Общее количество инфузорий	100	50	50	50	50	50

Таблица 2

$KCl \frac{N}{20}$. Клон 1

Дата исследования (1937 г.)	Возраст инфузорий в часах	Число наблюдений	Время выживания $M \pm m$
10.III—29.IV	Делящиеся	100	$43,5 \pm 1,8$
11.III—29.III	2	50	$28,9 \pm 1,5$
27.III—17.IV	4	50	$31,4 \pm 1,5$
13.III—15.IV	6	50	$34,4 \pm 1,7$
13.III—17.IV	8	50	$38,4 \pm 1,7$
13.III—17.IV	10	50	$48,8 \pm 2,1$

Наиболее чувствительными оказались двухчасовые инфузории. Средняя выживаемость $M_2 = 28,9 \pm 1,5$ минуты. У четырех-, шести-, восьми-, десятичасовых инфузорий чувствительность постепенно падает. Наименее чувствительными являются десятичасовые инфузории; выживаемость — $M_{10} = 48,8 \pm 2,1$ минуты. Разница между средними выживания десятичасовых и двухчасовых инфузорий, т. е. $M_{10} - M_2$, является вполне реальной, так как она превышает свою ошибку в 7,5 раза. Средняя чувствительность делящихся $M_д = 43,5 \pm 1,8$ минуты является как бы переходной от десятичасовых к двухчасовым. В целях проверки опыты с хлористым калием были поставлены еще раз в феврале 1939 г. (с 2.II по 23.II). Для этого был взят клон 3.

Метод работы и концентрация хлористого калия были те же. Инфузории делились два раза в сутки. Несмотря на то, что условия

Таблица 3

KCl. Клон 3

Время выживания инфузорий в минутах	Количество выживающих инфузорий различного возраста				
	2-часовых	4-часовых	6-часовых	8-часовых	10-часовых
1—10	—	—	—	—	—
10—20	9	11	3	2	7
20—30	23	14	20	15	24
30—40	5	7	12	9	6
40—50	9	3	4	4	7
50—60	1	4	14	3	0
60—70	7	10	4	8	2
70—80	3	9	8	10	3
80—90	3	11	6	5	3
90—100	5	7	2	6	6
100—110	2	7	1	4	3
110—120	0	2	2	6	6
120—130	2	1	1	0	3
130—140	2	3	—	1	7
140—150	2	—	—	1	1
150—160	1	—	—	2	—
Общее количество инфузорий	74	89	77	76	78

Таблица 4

KCl $\frac{N}{20}$. Клон 3

Дата исследования (1939 г.)	Возраст инфузорий в часах	Число наблюдений	Время выживания $M \pm m$
2.II— 6.II	2	74	$53,1 \pm 4,3$
2.II—23.II	4	89	$62,2 \pm 3,9$
2.II—14.II	6	77	$51,1 \pm 2,5$
2.II—14.II	8	76	$66,2 \pm 3,9$
2.II—17.II	10	78	$77 \pm 5,6$

опыта были сходные, инфузории выживали более продолжительный срок. Это объясняется, повидимому, генотипическими особенностями данного клона. Время выживания отдельных инфузорий отмечено в табл. 3.

Результаты опытов показали, что, как и в предыдущем случае, чувствительность инфузорий к хлористому калию понижается от двух часов к десяти часам после деления. Наименее чувствительными оказались десятичасовые инфузории (см. табл. 4).

2. Выживаемость Paramaecium caudatum различного возраста при действии хлористого кальция

Для хлористого кальция была взята концентрация $\frac{N}{10}$. При такой концентрации инфузории жили не менее 23 минут (см. табл. 5).

Опыты проводились с 10 по 28 мая 1937 г. Наименее чувствительными оказались десятичасовые инфузории, так же как и в предыдущих опытах с KCl. Их выживаемость $M_{16} = 66,1 \pm 2,8$ (см. табл. 6). У двухчасовых инфузорий выживаемость по сравнению с десятичасовыми меньшая — $M_2 = 52,13 \pm 2,0$. Далее, чувствительность четырехчасовых еще более увеличивается; выживаемость $M_4 = 45,88 \pm 1,7$ превышает

Таблица 5

$CaCl_2 \frac{N}{10}$. Клон 1

Время выживания инфузорий в минутах	Количество выживающих инфузорий различного возраста				
	2-часовых	4-часовых	6-часовых	8-часовых	10-часовых
20—25	3	3	9	3	—
25—30	5	8	7	10	2
30—35	8	7	18	7	1
35—40	9	15	6	7	4
40—45	13	12	5	11	1
45—50	4	10	6	9	4
50—55	4	8	6	5	3
55—60	9	4	2	8	2
60—65	5	2	4	8	5
65—70	4	2	2	2	4
70—75	4	5	5	2	6
75—80	3	1	1	6	7
80—85	6	1	4	0	1
85—90	3	2	3	0	3
90—95	—	—	2	1	1
95—100	—	—	1	0	4
100—105	—	—	0	0	0
105—110	—	—	0	1	1
110—115	—	—	0	—	—
115—120	—	—	2	—	—
Общее количество инфузорий	80	80	80	80	49

Таблица 6

$CaCl_2 \frac{N}{10}$. Клон 1

Дата исследования (1937 г.)	Возраст инфузорий в часах	Число наблюдений	Время выживания $M \pm m$
10.V—22.V	2	80	52,13 ± 2,0
10.V—22.V	4	80	45,88 ± 1,7
9.V—25.V	6	80	50,0 ± 2,5
11.V—28.V	8	80	48,7 ± 1,9
11.V—17.V	10	49	66,1 ± 2,8

свою ошибку в 6,3 раза. Начиная с четырех часов после деления до десяти часов наблюдается понижение чувствительности или повышение выживаемости инфузорий.

3. Выживание Paramaecium caudatum различного возраста при действии цианистого калия

В качестве ядовитого вещества цианистый калий интересен тем, что он, действуя на окислительные процессы, подавляет дыхание. Опыты проводились с первым клоном. Концентрация KCN применялась очень слабая, равная $\frac{1}{250}$ нормального раствора. При такой концентрации некоторые инфузории погибали уже через 9 минут (см. табл. 7). Для сохранения определенной концентрации титр цианистого калия проверялся по титру $AgNO_3$, последний устанавливался по титру NaCl.

Таблица 7

$KCN \frac{N}{250}$. Клон 1

Время выживания инфузорий в минутах	Количество выживающих инфузорий различного возраста				
	2-часовых	4-часовых	6-часовых	8-часовых	10-часовых
6—9	1	5	—	1	—
9—12	4	5	3	4	—
12—15	10	5	10	3	3
15—18	3	19	10	7	9
18—21	3	17	16	10	8
21—24	13	6	7	12	11
24—27	17	5	7	10	3
27—30	6	2	5	5	3
30—33	4	2	10	8	8
33—36	2	2	5	4	3
36—39	4	1	1	1	5
39—42	—	—	—	3	4
42—45	—	—	—	0	0
45—48	—	—	—	0	4
48—51	—	—	—	0	—
51—54	—	—	—	0	—
54—57	—	—	—	1	—
Общее количество инфузорий	67	69	74	69	61

Таблица 8

$KCN \frac{N}{250}$. Клон 1

Дата исследования (1937 г.)	Возраст инфузорий в часах	Число наблюдений	Время выживания $M \pm m$
20.VI—27.VI	2	67	$22,9 \pm 0,9$
21.VI—27.VI	4	69	$18,72 \pm 0,77$
20.VI—26.VI	6	74	$22,26 \pm 0,82$
20.VI—27.VI	8	69	$24,14 \pm 0,98$
21.VI—27.VI	10	61	$26,98 \pm 1,20$

Опыты проводились с 20 по 27 июня 1937 г. Для большей точности ежедневно испытывалось некоторое количество инфузорий всех возрастов, начиная с двухчасовых до десятичасовых.

В результате подсчета средней чувствительности каждого возраста оказалось, что наименее чувствительными являются десятичасовые инфузории; их выживаемость $M_{10} = 26,98 \pm 1,20$ (см. табл. 8). Наибольшей чувствительностью обладают четырехчасовые инфузории; их выживаемость $M_4 = 18,12 \pm 0,77$ минут. Чувствительность же двухчасовых инфузорий повышается — $M_2 = 22,9 \pm 0,9$ минут. Разница $M_{10} - M_4$ превышает свою ошибку в 5,7 раза. С четырех часов после деления до десяти часов чувствительность инфузорий постепенно понижается.

4. Выживание Paramaecium caudatum различного возраста при действии медного купороса

Медный купорос, как соль, отличающаяся от солей, использованных в предыдущих опытах, своим катионом и анионом мог оказать на инфузорий иное действие. Для медного купороса была взята смертельная

Таблица 9

$CuSO_4 \frac{N}{40000}$. Клон 1

Время выживания инфузорий в минутах	Количество выживающих инфузорий различного возраста			
	2-часовых	4-часовых	6-часовых	8-часовых
3—6	15	11	—	—
6—9	28	44	4	5
9—12	11	8	34	26
12—15	13	3	20	27
15—18	10	2	9	8
18—21	0	1	7	1
21—24	1	1	2	2
24—27	1	—	—	—
Общее количество инфузорий	79	70	76	69

Таблица 10

$CuSO_4 \frac{N}{40000}$. Клон 1

Дата исследования (1937 г.)	Возраст инфузорий в часах	Число наблюдений	Время выживания $M \pm m$
22.IX—29.IX	2	79	$9{,}92 \pm 0{,}53$
22.IX—29.IX	4	70	$8{,}27 \pm 0{,}43$
22.IX—29.IX	6	76	$12{,}98 \pm 0{,}46$
22.IX—29.IX	8	69	$12{,}63 \pm 0{,}36$

концентрация, равная $\frac{1}{40000}$ нормального раствора. При такой концентрации некоторые инфузории погибали уже через три минуты (см. табл. 9).

Опыт проводился тем же методом; однако инфузории по некоторым техническим соображениям содержались при температуре не 24°, а 25°. Поэтому деление их наступало несколько раньше, и для эксперимента были использованы инфузории через два, четыре, шесть и восемь часов после деления. Опыт протекал с 22 по 29 сентября 1937 г. Результаты опыта показали, что при действии медного купороса, так же как и при действии хлористого и цианистого калия, наиболее чувствительными являются четырехчасовые инфузории. Средняя выживаемость их $M_4 = 8{,}27 \pm 0{,}43$ минут. У шестичасовых и восьмичасовых инфузорий чувствительность постепенно падает (см. табл. 10). Она начинает повышаться перед делением и достигает своего максимума у четырехчасовых. Чувствительность двухчасовых инфузорий является как бы переходной от восьмичасовых к четырехчасовым. Выживаемость $M_2 = 9{,}22 \pm 0{,}53$. Разница $M_6 - M_4$ превышает свою ошибку в 7,4 раза.

Результаты опытов и их обсуждение

В результате изучения воздействия различных солей на Paramaeclum caudatum различного возраста можно заключить, что чувствительность их в период между двумя последовательными делениями изменяется довольно закономерно. При воздействии солей KCl, $CaCl_2$, KCN

и $CuSO_4$ наблюдается постепенное понижение чувствительности в период между двумя последовательными делениями. Это понижение чувствительности при действии KCl начинается с двух часов после деления и постепенно продолжается до десяти часов. Во время деления (см. табл. 2) наблюдается изменение в сторону повышения чувствительности к KCl, а начиная с двух часов она снова начинает падать.

При действии же $CaCl_2$, KCN и $CuSO_4$ также наблюдалось постепенное падение чувствительности между двумя последовательными делениями, но оно начиналось не с двух часов после деления, а с четырех часов до десяти часов (табл. 6, 8, 10). Таким образом, переход от пониженной чувствительности десятичасовых к наивысшей чувствительности четырехчасовых происходил не только в момент деления, но и некоторое время после него. Вследствие этого двухчасовые инфузории показывали переходную чувствительность между наименьшей чувствительностью десятичасовых и наивысшей четырехчасовых.

Факт изменения чувствительности между двумя последовательными делениями говорит о том, что физиологическое состояние инфузорий изменяется в зависимости от времени, прошедшего после деления.

С какими же физиологическими изменениями в теле инфузорий можно связать наблюдавшееся в наших опытах изменение чувствительности? В этом направлении нам могут помочь исследования Чайльда (Child) и установленная им теория физиологических градиентов (1915, 1922). Он обнаружил определенное распределение (градиент — падение) физиологической активности на протяжении тела животного или его отдельных органов. Под физиологической активностью он понимает интенсивность всех жизненных процессов в теле животного, проявляющуюся в интенсивности обмена веществ и в частности в интенсивности окислительных процессов. Индексом определения интенсивности окислительных процессов Чайльд выбрал относительную чувствительность к действию ядов; он считал, что область более интенсивного дыхания и более высокой интенсивности метаболизма более чувствительна к действию ядов, и чем, следовательно, выше степень метаболической активности, тем раньше наступает смерть.

Принимая во внимание положения Чайльда о связи чувствительности и обмена веществ в отдельном индивидууме, представляется возможным применить их и к нашим данным. Можно предположить, что двух- и четырехчасовые инфузории, обладающие наивысшей чувствительностью к воздействию солей, обладают большей интенсивностью метаболизма, а десятичасовые инфузории, как менее чувствительные,— меньшей интенсивностью метаболизма. Следовательно, отрезок времени между двумя последовательными делениями представляет собой период, когда инфузории претерпевают различные физиологические состояния. Вскоре после деления они находятся в состоянии повышенного обмена веществ, затем по мере приближения к концу их индивидуальной жизни интенсивность обмена веществ у них падает, т. е. инфузории постепенно стареют. Деление, представляющее собой момент прекращения одной индивидуальной жизни и появления другой, сопровождается повышением чувствительсти, т. е. переходом к более повышенному обмену веществ нового индивидуума.

Литература

1. Айзупет М. П., Онтогения клетки и вопросы механики развития. Сообщение 3. О регенерации гиер после протирания их сквозь сито, Биологический журнал, IV, 5, 1935.— 2. Weismann A., Ueber die Dauer des Lebens, Jena, 1882.— 3. Woodruff I. L., Paramaecium aurelia in pedigree culture for twenty five years, 1932.— 4. Woodruff I. L. and Erdmann Rh., A normal period reorganization process without cell fusion in Paramaecium, Journ, Exper. Zool., 17, 425, 1914.— 5. Hart-

mann M., Ueber den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regenerationen, Biol. Zentralbl., 42, 364, 1922.—6. Hartmann M., Allgemeine Biologie, 1925.—7. Hertwig R., Ueber die Konjugation der Infusorien, Abh. d. Akad. Wiss., München, 17, 1, 1889.—8. Hertwig R., Ueber Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionzustände der Protozoen, Biol. Zentralbl., 34, 557, 1904.—9. Горбунова Г. П., Онтогения клетки и вопросы механики развития. Сообщение 5. Чувствительность клетки к лучам Рентгена в различные стадии ее онтогении, Биологический журнал, IV, 6, 1935.—10. Горбунова Г. П., Сообщение 6. Чувствительность Paramaecium caudatum к хинину на разных этапах ее онтогении, Биологический журнал, VI, 2, 1937.—11. Догель В. А., Полянский Ю. И. и Стрелков А. А., Советская протистология за 20 лет, Успехи современной биологии, 1938.—12. Enriques P., Sulla cosidella degenerazione senile negli protozoa, Monitore Zool., Ital., 14, 349, 1903.—13. Endiques P.,La conjugazione negli Infusori. 1, Arch. Protistenk., 9, 1907—14. Calkins G. N., The biology of the Protozoa, 1933.—15. Calkins G. N., Factors controlling longevity in protozoon protoplasm, Biol. Bull. LXVII, 1934.—16. Kidder G.. Nuclear reorganization without cell division in Paraclavelandia simplex, Arch. Protistenk., 91, 61, 1938.—17. Maupas E., Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés, Arch. Zool. Exp., 2 Sér., 6, 165, 1888.—18. Maupas E., Sur le rajeunissement karyogamique chez les ciliés, Arch. Zool. Exp., 2 Sér., 7, 149, 1889.—19. Полянский Ю. И., О жизненных циклах простейших, Учен. Зап. Лен. госуд. педагогич. ин-та им. Герцена, XXX, 5, 1940.—20. Теплякова М. Н., Онтогения клетки и вопросы механики развития. 8. О явлении возникновения целого организма на месте травмы (ожога) у Hydra, Биологический журнал, VI, 3, 1937.—21. Токин Б. П., Проблемы онтогении клетки. Сообщение 1. Регенерация в свете проблем онтогении клетки, Биологический журнал, III, 2 1934.—22. Токин Б. П., Онтогения клетки и вопросы механики развития. Сообщение 4, Биологический журнал, IV, 5, 1935.—23. Токин Б. П., Клетка и организм, Под знаменем марксизма, № 8, 1936.—24. Токин Б. П. и Горбунова Г. П., Как заставить стебелек Hydra fusca регенерировать целую гидру, Биологический журнал, III, 2, 1934.—25. Трофимович В. П., Действие цианистого калия и метиленблау на жизнедеятельность инфузорий, Биологический журнал. V, 3, 1936.

PHYSIOLOGICAL DISTINCTIVE FEATURES IN PARAMAECIUM CAUDATUM OF DIFFERENT AGE (INDIVIDUAL AGEING IN PROTOZOA)

T. G. MARKOVA

The Herzen State Pedagogical Institute, Leningrad, Department of Zoology (Chief Professor J. I. Poljansky)

Summary

An attempt is being made to point out physiological distinctive features in infusoria of different age, within the interval of two consecutive divisions, with the aim to solve the problem as to the «individual ageing» in protozoa. As a criterion of physiological distinction the author made use of the resistance of a difinite age to the effect of certain salts.

The experiments have shown that the sensitivity of Paramaecium caudatum to the effect of different salts is subject to variation from one division to another. If acted upon with potassium chlorite, the most sensitive prove to be 2 hour-old infusoria. The sensitivity of 4, 6, 8 and 10 hour-old infusoria decreases gradually along with ageing. The least sensitive are found to be 10 hour-old infusoria. The most susceptible to the effect of calcium chloride, potassium cyanide and blue vitriol are infusoria at the age of 4 hours, after which the sensitivity decreases gradually from 6 to 10 hour-old infusoria. 2 hour-old infusoria display a sensitivity, intermediate between the minimum sensitivity of 10 hour-old and the maximum of 4 hour-old ones.

In accordance with the doctrine of physiological gradients as advanced by Child who established a definite relation between the sensitivity of organisms and the intensity of their metabolism, it may be assumed that 2 and 4 hour-old infusoria, endowed with the maximum susceptibility to the effect of salts, are endowed with the most intense metabolism, as well 10 hour-old infusoria, on the contrary, must as the least sensitive be endowed with the least intense metabolism.

At the period between two consecutive divisions the physiological state of infusoria is subject to variation. Soon after division they develop an intensified exchange; later on, according as they approach the end of their individual lives, the intensity of their metabolism decreases, the infusoria «grow older».

The division, which represents the cessation of one individual life and the setting in of another, is attended by an enhanced sensitivity, i. e. by a transition to an intensified exchange of matter in the new individuals.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 1

ЯЙЦА ГОЛОВНОЙ И ПЛАТЯНОЙ ФОРМ PEDICULUS HUMANUS L. И ИХ ИЗМЕНЕНИЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ВОСПИТАНИЯ

В. В. АЛПАТОВ, О. К. НАСТЮКОВА и Е. М. ХАРТУЛАРИ

Лаборатория экологии Института зоологии Московского университета

Вопрос о систематическом взаимоотношении головной и платяной вариаций Pediculus humanus L., описанных Линнеем, до сих пор не решается всеми исследователями одинаково. Одни авторы, как, например, Павловский [7], признают их отдельными видами, другие (Нуттал, Nuttal [5]) — считают их неотличимыми по морфологическим признакам, третьи (Бэкстон, Buxton [2]) откровенно заявляют, что являются агностиками в этом вопросе. Холодковский [3, 9] был первым, который дал описание и изображение яиц этих двух форм, считая найденные им отличия в яйцах основанием для признания видовой самостоятельности Pediculus capitis De Geer и Pediculus corporis De Geer).

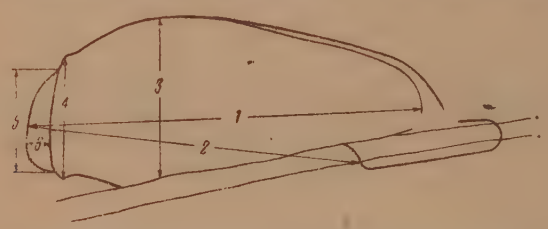

Рис. 1. Схема промеров яиц Ped. humanus L. Промеры проделаны под микроскопом, объектив Рейхерт № 5 без передней линзы и окуляр микрометр № 2

В посмертной работе Тонковой [8] сделана попытка биометрического изучения яиц этих насекомых. Для изучения яйца сортировались как по происхождению с различных местонахождений, так и по форме крышечки — по признакам, указанным Холодковским. Автор приходит к выводу, что «на основании наших данных нельзя указать каких-либо хороших отличий, отличающих Ped. capitis от Ped. vestimenti, и повидимому их особенности довольно сильно варьируют в различных популяциях».

При сборе материала для нашей работы мы брали яйца, отложенные самками в термостатных условиях (30°) на волосы, срезанные с головы одного и того же лица. Яйца были фиксированы спиртом и из них изготовлены глицерин-желатиновые препараты.

Схема промеров отдельных признаков яйца изображена на рис. 1. В порядке нумерации, принятой нами для дальнейшего изложения, признаки эти таковы: *1* — длина яйца, включая крышечку, *2* — расстояние от переднего края крышечки до клеющей массы в точке, удаленной от яйца на расстояние толщины волоса, *3* — максимальная ширина яйца. *4* — ширина основания, на котором расположена крышечка, *5* — шири-

на крышечки, *6* — высота крышечки. Седьмым признаком был взят тип приклейки яйца к волосу. Для головной формы характерна длинная приклейка, распространяющаяся за пределы заднего конца яйца, считая передним концом тот, где находится микропилярный аппарат. Измерение протяженности приклейки не представляется возможным, так как у головной формы Ped. humanus приклейка очень часто как бы сходит на-нет и поэтому конец ее трудно определить. Вследствие этого было решено разбить все вариации приклейки на два типа: 1) длинная приклейка, далеко выходящая за пределы заднего конца яйца, и 2) короткая приклейка, не выходящая или чуть-чуть выходящая за пределы заднего конца яйца. Седьмой признак выражает процент яиц с длинной приклейкой.

В табл. 1 приведены средние арифметические с их средними ошибками для яиц самок, взятых из естественных условий. По признакам 1—5 яйца головной формы оказываются более мелкими. Высота же крышечки у головной формы больше. Процент яиц с длинной приклейкой гораздо выше у головной формы, чем у платяной. Статистически все указанные отличия вполне обоснованы. Надо отметить, что, повидимому, форма яиц у сравниваемых групп также не одинакова. Если вычислить показатель $\frac{\text{ширина яйца}}{\text{длина яйца}} \times 100$, то головная форма дает 44,2%, а платяная 47,2%. Эти числовые характеристики показывают, что яйца головной вши более узкие, чем платяной, что видно на рис. 2, сделанном при помощи аппарата Аббе.

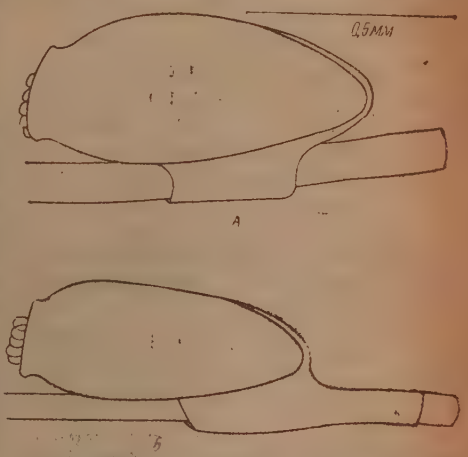

Рис. 2. Яйца головной и платяной форм Pediculus humanus L. *А* — яйцо платяной вши; *Б* — яйцо головной вши

Приведенный вывод противоречит описанию Холодковского, который говорит, что у головной вши яйцо овальной формы, кзади несколько сужено, а у платяной вши яйцо удлиненное, почти цилиндрической

Таблица 1

Средние арифметические и средние ошибки в микронах для признаков яиц головной и платяной форм Pediculus humanus L. Головная форма представлена двумя популяциями (N = 70), платяная — тремя (N = 95)

Признаки	Головная форма	R = Diff. : m	Платяная форма
1	836,9 ± 3,50	16,2	913,5 ± 3,17
2	548,2 ± 7,12	10,2	636,0 ± 5,00
3	326,2 ± 1,96	18,5	403,0 ± 3,70
4	235,2 ± 2,49	14,9	283,3 ± 2,12
5	149,8 ± 2,43	10,6	181,1 ± 1,70
6	44,84 ± 0,99	5,12	38,83 ± 0,63
7*	70,0 ± 8,4	6,62	6,67 ± 4,6

* N = 30.

формы. Наши точные промеры подтверждают указание Холодковского относительно меньших размеров яиц Ped. capitis и более высокой их крышечки.

Таким образом, биометрическое изучение яиц, полученных от достаточного большого числа собранных из природных условий самок, которым были предоставлены одинаковые условия (температура и субстрат) для откладки, показывает статистически достоверные отличия головной и платяной форм Ped. humanus. Вариационные кривые яиц и той и другой форм лишь незначительно налегают друг на друга. В противовес мнению Тонковой, мы присоединяемся к высказанному Холодковским еще в 1905 г. представлению о наличии разницы между яйцами этих форм. Последний автор именно на основании строения яиц предлагает считать эти формы отдельными видами [9]: «Действительно, взрослых вшей обоих видов трудно и не всегда возможно отличить друг от друга; но стоит лишь взглянуть на яйца их, чтобы убедиться, что оба вида различны друг от друга именно ab ovo».

Ввиду того, что вопрос о видовой самостоятельности этих форм до сих пор окончательно не разрешен, мы решили изучить, как влияет

Таблица 2

Биометрические константы (средние арифметические и средние ошибки) яиц «головных» форм Pediculus humanus L. (в микронах для признаков 1—6)

Признаки	С головы девочки, VI.1942	С головы женщины, XII.1942	1-е нагрудное поколение	5-е нагрудное поколение	6-е нагрудное поколение	6-е термостатное поколение
	Количество вшей					
	30	40	35	40	40	40
1	828,1 ± 8,14	843,6 ± 5,04	947,2 ± 3,76	904,1 ± 8,9	921,9 ± 6,31	941,8 ± 5,47
2	531,7 ± 9,88	560,6 ± 7,60	646,7 ± 8,18	605,0 ± 1,20	656,4 ± 12,0	653,5 ± 12,7
3	347,2 ± 5,87	310,7 ± 3,83	412,9 ± 7,46	422,8 ± 5,58	439,8 ± 4,78	384,8 ± 4,26
4	236,0 ± 3,96	234,4 ± 4,32	290,9 ± 2,43	283,6 ± 2,69	286,1 ± 3,04	273,1 ± 5,08
5	144,5 ± 3,50	154,1 ± 6,34	181,8 ± 1,86	182,5 ± 2,26	187,9 ± 2,70	175,4 ± 1,37
6	43,66 ± 1,29	45,64 ± 1,40	45,66 ± 1,61	40,58 ± 1,39	40,85 ± 1,19	36,75 ± 1,19
7	—	—	36,7 ± 8,8	13,3 ± 6,2	6,67 ± 4,6	—

на признаки яиц головной формы воспитание самок в условиях существования платяной формы. Ряд исследователей, и в первую очередь Сикора (Sikora) (цитируем по Отто, Otto [6]), нашел, что одна кровная линия головных вшей, будучи воспитанной в течение 4—5 поколений на руке человека, теряет совсем признаки головных вшей.

Проделанные нами опыты по воспитанию головных и платяных вшей на теле человека заключались в следующем. Были взяты личинки головных вшей, выводившиеся из яиц, отложенных взятыми с головы самками. Платяные личинки представляли собой третье поколение платяных вшей, содержавшихся в течение первого и второго поколений в термостате при 30° и вынимавшихся лишь для покорма на руке человека дважды в день. Обе партии личинок были помещены в круглые целлулоидные аптекарские коробочки для пилюль, дно и крышка которых были затянуты шелковым газом. Коробки эти в свою очередь помещались в деревянные коробочки с отверстиями, которые все время носились на груди под бельем. Покормка партий происходила трижды в день на руке человека при свободном доступе их к коже. Для того, чтобы насекомые не разбегались, они прикрывались сверху крышечками от химических бюкс, которые прикреплялись к руке резиновыми лентами.

Таблица 3

M ± m и микронах признаков яиц «платяных» форм Pediculus humanus L.

Признаки	С белья гр. А., XII.1942	С белья гр. Б., XII.1942	С белья гр. В., XII.1942	1-е нагрудное поколение	5-е нагрудное поколение	6-е нагрудное поколение	10-е термостатное поколение
	Количество вшей						
	30	35	30	40	40	40	35
1	910,4 ± 6,10	915,2 ± 4,02	914,5 ± 8,60	933,4 ± 5,52	915,6 ± 6,16	939,6 ± 3,79	924,3 ± 5,78
2	634.5 ± 9,93	644,8 ± 11,6	627,0 ± 10,5	617,0 ± 11,9	632.3 ± 5,52	635,5 ± 7,67	652,9 ± 10,0
3	413,5 ± 7,12	401,1 ± 5,17	394,4 ± 5,89	415,2 ± 6,13	415,2 ± 3,56	436,2 ± 5,64	388.6 ± 4,08
4	279,0 ± 5,84	287,4 ± 2,74	282,6 ± 3,93	293,6 ± 3,83	275,7 ± 3,04	287,7 ± 3,29	276,8 ± 3,28
5	179,8 ± 4,53	186,5 ± 2,52	177,3 ± 3,25	190,7 ± 2,17	182,8 ± 2,46	182.8 ± 1,99	175,0 ± 2,40
6	40,25 ± 1,40	38,28 ± 1,16	38,06 ± 0,99	39,62 ± 1,17	39,88 ± 1,43	41.56 ± 1,33	35,66 ± 1,21

С 9 июня по 26 октября 1942 г. таким путем было выведено шесть поколений. В течение первых трех поколений наблюдалась разница в поведении в виде двух партий. Платяные крупнее, дружнее проходят через линьки и дают меньшую смертность в личиночной стадии. Среди головных вшей наблюдаются экземпляры, отставшие в развитии. Головные культуры более подвижны, чем платяные. В последних трех поколениях эта разница понемногу сглаживается. В табл. 2 и 3 приведены средние арифметические и средние ошибки для признаков яиц головных и платяных вшей разных поколений, воспитанных на груди человека, а также десятого поколения платяной вши, воспитанной в термостате при температуре 30°. Если обратиться к табл. 3, то можно увидеть, что отдельные популяции платяной вши, собранные с различных людей, и платяные вши после пребывания ряда поколений в условиях нашего опыта ношения насекомых на груди, а также воспитания их в термостате дают средние, которые за очень редкими исключениями (напр. первое нагрудное поколение) не отличаются статистически достоверно от средних, характеризующих тип яиц платяной вши, полученных на основании промеров яиц вшей, снятых с белья различных индивидов-хозяев (табл. 1). Совершенно иное наблюдается на яйцах, отложенных различными поколениями головных вшей, вынужденных нами жить в условиях, обычных для платяной вши, т. е. на теле человека.

Уже первое поколение по признакам 1—5 дает яйца типа платяных. Лишь высота крышечки (признак 6) сохраняется такой же, как у головных. Приклейка (признак 7) у первого поколения имеет промежуточный характер между тем, что дают головные и платяные особи, собранные в естественных условиях обитания. К пятому-шестому поколению пребывания головных вшей на теле человека их яйца по всем признакам становятся не отличимыми от яиц платяных вшей.

Такое же превращение, судя по признакам яиц, претерпевают головные вши, содержавшиеся в течение шести поколений в термостате (см. табл. 3).

Полученные нами на основании признаков яиц данные по переходу головных вшей в платяные представляют в первую очередь интерес теоретический. Они позволяют внести ясность в вопрос о видовой несамостоятельности форм платяной и головной вшей, которых надо считать принадлежащими к одному и тому же виду Ped. humanus L. Эти формы можно отнести к категории изменчивости, которую называют длительной модификацией. Пока у нас нет данных по изучению обнаруженного явления среди потомств отдельных самок (поскольку мы имели дело с популяциями), трудно решить имеет ли здесь место изменение популяции в результате отбора и выживания на теле человека таких особей вариационного ряда головных вшей, которые налегают на вариационный ряд платяных вшей, или здесь проявляется нечто вроде «наследования приобретенных признаков». В виде предположения можно пока высказать мысль, что фактором среды, вызывающим превращение,— каков бы ни был механизм этого превращения,— является температура. Мелкие головные вши, откладывающие и меньшие яйца, развиваются, повидимому, при более высокой температуре, чем более крупные и откладывающие крупные яйца платяные вши. Это предположение основано на широко известных данных по влиянию повышенной температуры на уменьшение размеров тела насекомых [1].

Явление трансформации головных вшей в платяных представляет большой интерес и с точки зрения эпидемиологии сыпного тифа. В руководствах по эпидемиологии и медицинской энтомологии головной завшивленности придается гораздо меньшее значение, чем завшивленности тела. Если стоять на широко пока распространенной точке зрения о самостоятельности этих форм,— будь это виды или даже подвиды,— расселение платяных вшей можно представить себе лишь путем переползания с белья и платья пораженного паразитами человека. Показанное нами трансформирование головных вшей позволяет представить себе еще другой путь. Головные вши очень широко встречаются у человека даже в культурном обществе. Мэлланби (Mellanby [4]) на основании обследования 60 тыс. пациентов, принятых в госпитали Англии, сообщает, что процент женщин со вшами в голове колеблется от 51,6 (в возрасте 3 лет) до 7,8 (в возрасте 21 года), а мужчин от 40 (в возрасте 2—3 лет) до 2,2 (в возрасте 21 года).

В такое время, когда по гигиеническим условиям человек теряет возможность регулярно менять белье, головные вши, падая случайно на одежду и белье, могут там найти приют и через некоторое число поколений превратиться в типичных платяных вшей. Исходя из этого, надо считать головных вшей потенциальным источником завшивления тела человека в целом и применить в борьбе с ними столь же решительные меры, как и в отношении платяных вшей.

Литература

1. Alpatow W. and Pearl R.. American Naturalist, v, LXIII, Jan.— Febr., 1930.— 2. Buxton P., The louse, London, 1939.— 3. Cholodkowsky N. A., Zool. Anz., Bd. 28, 1905.— 4, Mellanby R., The medical officer, Febr., 1941.—5. Nuttall G., Parasitology, v. 9, No 1, 1917.— 6. Otto W., из Kolle — Wassermann, Handbuch der path. Mikroorganismen, 1930.— 7. Павловский Е. Н., Курс паразитологии человека, Л.-М., 1934.— 8. Тонкова В. В., Изв. Ак. Наук СССР, 1927.— 9. Холодковский Н. А., В.-мед. журнал, ноябрь — декабрь, 1916.

EGGS OF THE BODY AND HEAD FORM OF PEDICULUS HUMANUS L. IN RELATION TO THE BREEDING CONDITIONS

W. W. ALPATOV, O. C. NASTJUKOVA AND E. M. CHARTULARY

Laboratory of ecology, State University of Moscow

Summary

A biometrical investigation of seven characters of eggs of the body and head louse has shown statistically a significant difference between these forms. By keeping a head louse culture in special boxes on the body during six consecutive generations the authors were able to show a gradual disappearance ot differences which characterize the eggs of the head louse. The same was obtained by means of keeping the culture of the head louse in thermostates at 30° C.

The conclusion is reached that the head and body louse represent variations of the same species P. humanus L., similar to «Dauermodifikationen». No definite prove is given as to the mechanism of such transformation. A process of selection might be the cause of such changes. This phaenomenon may play an important epidemiological rôle as far it shows a possibility of observing a body louse infestation of a human population previously infected by head lice only in case of the absence of normal hygienic conditions.

———

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 1

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С. И. ОБОЛЕНСКИЙ

Карагандинская сельскохозяйственная опытная станция

Факты периодически повторяющихся значительных и нередко быстро протекающих изменений численности мелких млекопитающих общеизвестны. Изучение этого явления имеет большое значение для установления закономерностей жизненных процессов млекопитающих и очень важно в практическом отношении для санитарно-профилактических и сельскохозяйственных работ по борьбе с грызунами, хранителями и переносчиками болезней и вредителями сельскохозяйственных растений. Выявление условий, от которых зависят колебания численности мелких зверьков, позволило бы предвидеть возникновение массовых размножений и дало бы обоснования для экологического метода борьбы с вредными млекопитающими, заключающегося в создании среды обитания, угнетающей их. Поэтому понятна необходимость детального изучения численности населения мелких млекопитающих в ее динамике.

Зоологическая лаборатория Карагандинской сельскохозяйственной опытной станции, разрабатывавшая в течение 7 лет (1937—1943 гг.) способы борьбы с грызунами, собирала материалы по заселенности мелкими зверьками различных угодий. В настоящей статье излагаются некоторые результаты проведенных исследований, характеризующие изменения численности разных видов в разных условиях, и рассматриваются отдельные методы проведения работ.

Надзор за численностью грызунов проводился разными способами. В табл. 1 дается перечень их с указанием пригодности для разных видов. Особенного внимания заслуживают два метода: анализ костных остатков из птичьих погадок и подсчет входов в норы. Именно эти приемы надзора за населением грызунов дали наиболее полные сведения, в значительной степени характеризуемые цифровыми показателями.

Сбор птичьих погадок производился при многочисленных экскурсиях в центральной части Карагандинской области. В горном ландшафте лучшими местами сборов были нависшие скалы, под которыми охотно присаживаются на отдых и укрываются от непогоды хищные птицы. В равнинном ландшафте погадки собирались под телефонными столбами, возле скирд, у межевых знаков, близ старых могильников, на развалинах построек.

Большая часть погадок выбрасывалась хищными птицами, среди которых наиболее многочисленными были луни (Circus cinerascens, C. macrurus, C. aeruginosus), пустельга (Tinnunculus cenchris, T. naumanni), совы (Asio otus, A. accipitrinus), а зимою полярная сова (Nyctea nivea). Некоторая часть погадок принадлежала воронам, грачам и галкам; в их погадках, меньших по размерам, бывало всегда значительное количество растительных остатков.

Таблица 1

Приемы обследования заселенности грызунами в различных условиях

(крестиком отмечена пригодность метода)

Методы наблюдения	Грызуны на посевах и в целинной степи								Грызуны на усадебных землях	Грызуны в лесных и горно-местностях	Общая оценка заселенности (много, мало, нет)	Численные показатели заселения (плотн.)
	Мышевидные грызуны	Водяная крыса	Слепушонка	Обыкновенный хомяк	Тушканчики	Малый суслик	Малая пищуха	Заяц беляк				
I. Рекогносцировочные наблюдения												
1. Наблюдения над летающими хищными птицами	+	+	+	+	+	+	+			+	+	
2. Наблюдения над пробегающими зверьками	+				+	+	+	+	+	+	+	
3. Наблюдения над звуками, издаваемыми грызунами						+	+			+	+	
4. Сбор и анализ птичьих погадок	+	+	+	+	+	+	+			+		+
II. Учет по норам												
5. Общий подсчет входов в норы	+			+		+	+		+			+
6. Общий подсчет групп входов в норы	+						+					+
7. Подсчет входов, открывшихся после прикопки (определение процентов посещаемости нор)	+			+		+	+		+			+
8. Подсчет кучек земли над подземными ходами		+	+									+
9. Подсчет зимних надземных гнезд	+									+		+
10. Наблюдения над подснежными ходами	+	+	+				+			+	+	
III. Учет по следам пребывания и деятельности												
11. Наблюдения над повреждениями растений и различных предметов	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
12. Наблюдения над поеданием приманок	+	+		+	+	+	+		+	+		+
13. Наблюдения над следами ног на пылевых площадках	+			+	+	+	+		+			+
14. Наблюдения на грязевых площадках	+	+								+		+
15. Наблюдения на поверхности снега	+						+	+	+	+	+	
16. Наблюдения над экскрементами	+	+		+		+	+	+	+	+	+	
IV. Учет путем добывания грызунов												
17. Ловля в капканы, мышеловки, петли и т. д.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
18. Ловля в ямы, приманочные ящики, банки и т. д.	+								+			+
19. Ловля путем заливания нор водой	+			+		+			+			+
20. Ловля при раскопке нор	+			+	+	+						+
21. Ловля при перекладке скирд	+											
22. Ловля с помощью собак	+	+						+		+	+	
23. Добывание стрельбой			+	+	+	+	+	+		+	+	

Из погадок извлекались все кости. По числу верхних и нижних челюстей устанавливалось минимальное количество особей зверьков, остатки которых были в группе погадок, собранных в одной местности и в одно время. Прочие кости скелета давали лишь дополнительный материал для определения видового состава, но для установления числа особей не использовались, так как не для всех костей местных млекопитающих были выявлены несомненные четкие диагностические признаки. Сравнительное изучение остеологии мелких млекопитающих продолжается, и в дальнейшем можно будет использовать все кости для статистической обработки. Это позволит уточнить сведения об относительной численности разных видов, потому что в некоторых сборах нередко обнаруживались кости тех видов, челюстей которых в погадках не было.

Метод сбора и анализа птичьих погадок для изучения населения мелких млекопитающих имеет следующие преимущества по сравнению с другими методами:

1. От сборщика не требуется специальных и разносторонних знаний биологии зверьков и навыка в препаровальном искусстве. Достаточно лишь уметь находить места, где обычно скопляются погадки.

2. Для сбора погадок достаточно иметь холщевые мешочки или оберточную бумагу, и нет нужды в специальном коллекторском оборудовании, которое требует немалых затрат и часто затрудняет переезды (капканы, ловушки, посуда, консервирующие жидкости, охотничьи припасы и т. д.).

3. Сбор погадок протекает быстро: исчерпывающий материал для местности в 200—500 км² можно собрать буквально в два-три дня.

4. Количество костных остатков так велико, что материал пригоден для статистической обработки. Так, например, по костям из погадок, собранных за 12 экскурсий в 1942 г., было установлено нахождение не менее 4519 зверьков; в 1943 г. было зарегистрировано, как минимум, 6646 особей. Всего за 1937—1943 гг. нами было определено по костям из погадок 22 804 мелких млекопитающих.

5. Сохранение документального материала (костей) позволяет объективно контролировать точность произведенных обследований и правильность определений.

Какие же сведения о населении мелких зверьков можно получить путем анализа птичьих погадок?

Во-первых, выясняется видовой состав фауны мелких млекопитающих. При ознакомлении с фауной Центрального Казахстана в погадках были найдены кости не только всех видов зверьков, обнаруженных другими методами, но и тех видов, которые с помощью других способов коллектирования не были добыты или встречались очень редко, как, например, желтая пеструшка (Lagurus luteus Eversm.), полевка-экономка (Microtus oeconomus Pall.), гобийская пищуха (Ochotona pricei Thomas), красная полевка (Clethrionomys rutilus Pall.) (табл. 2). Необходимо лишь собрать достаточно большое число погадок, чтобы не пропустить малочисленных видов.

Во-вторых, устанавливается нахождение разных видов в определенных местностях и даже приуроченность их к различным угодьям. С другой стороны, зная характерные биотопы отдельных видов, можно судить о наличии определенных экологических ниш в местности, где собраны погадки. По нашим данным, на экологически однородных участках в 5—10 км в диаметре население зверьков характеризуется собранными здесь костями достаточно полно и с учетом своеобразия каждого участка. Однако при обилии экологически разнородных стаций и близком расположении их друг к другу, как, например, в горном ландшафте и особенно в предгорьях, характеристика мелких уча-

стков становится менее достоверной. Можно предполагать, что погадки были выброшены птицами, прилетевшими издалека, и тогда в них обнаружатся остатки зверьков, не живущих в обследуемой местности. Конечно, такие случаи возможны, однако практически в обильных сборах всегда находились кости только тех видов зверьков, которые живут поблизости. Зная, что хищные птицы быстро переваривают пищу и выплевывают погадки в местах отдыха близ места кормежки, надо полагать, что случаи заноса костей издалека редки, и при статистической обработке больших сборов ничтожно малое число таких «чужеземных» костей не отразится существенно на выводах.

В-третьих, по костям из погадок определяется относительная численность разных видов зверьков для данной местности в определенное время (табл. 3). Для этих целей особенно ценны сборы, производимые регулярно в одних и тех же пунктах, причем погадки собираются все до одной; таким образом анализируются только те погадки, которые выброшены птицами за определенный промежуток времени. Если сбор производился под телефонными столбами, то хорошим сравнительным показателем численности зверьков является среднее число особей на один столб, вычисленное на основании анализа погадок, собранных на отдельных участках телефонной линии.

При оценке сравнительной численности разных зверьков надо учитывать, что мелкие животные становятся добычей хищников не строго пропорционально своей численности, а в зависимости от видов охотящихся за ними хищных птиц (дневные, ночные, большего или меньшего размера, питающиеся преимущественно грызунами или же другими животными и т. д.), от поведения самих зверьков (более или менее осторожные, скрытно живущие или бегающие открыто, более смелые и сильные или трусливые и слабые, залегающие на зиму в спячку или деятельные круглый год и т. д.), а также от характера местности, главным образом от густоты и высоты растительности.

Однако, как показали наши наблюдения, цифровые показатели численности разных видов зверьков, установленные по числу их костей в погадках, характеризуют количественные соотношения этих животных в природе довольно близко к действительности и особенно пригодны для определения состава населения мышевидных грызунов.

Приводимые таблицы и диаграммы с некоторыми фактическими материалами проведенных обследований иллюстрируют, что может дать метод анализа погадок для изучения мелких млекопитающих.

Например, из табл. 2 видно, как изменяется относительная численность разных видов зверьков в разных местностях. Так, для окрестностей опытной станции характерно преобладание степных пеструшек, значительно меньше встречается стадных и обыкновенных полевок, прочие виды очень редки. В долине р. Сары-Су интересно отметить большое число слепушонок, пищух и сусликов. В горных районах выделается многочисленность горных полевок Стрельцова; тут же встречаются тушканчики-прыгуны, лесные мыши, желтые пеструшки. В окрестностях Кзыл-Тау можно отметить большое число пищух и сусликов, причем в Кзыл-Тау и Басаге живут также гобийские пищухи. В небольших сборах близ Джезказгана обращает на себя внимание подавляющее преобладание костей мелких тушканчиков, а также наличие суслика песчаника.

Анализ первичных материалов, который не приводится здесь в целях краткости изложения, позволяет сделать еще много интересных выводов, устанавливающих связь встречаемости и численности разных видов зверьков с экологическими условиями местностей, где были собраны погадки. Для коллектирования такого количества зверьков другими способами понадобилась бы несравненно большая затрата време-

Таблица 2

Численность мелких млекопитающих в некоторых местностях Центрального Казахстана по данным анализа птичьих погадок

(числитель — минимальное число зверьков, знаменатель — процент численности для данной местности)

Место сборов / Название животного	Окрестности Карагандинской с.-х. оп. станции (долина р. Чурбай-Нуры)	Долина рек Джаксы и Джаман-Сары-Су	Горы в верховьях р. Сары-Су	Ортау		Кзыл-Тау	Окрестности станции Басага	Окрестности станции Джезказган
				Горы центральной части	Северные предгорья			
	Год обследования							
	1942—1943	1941	1941	1940	1941	1943	1943	1943
Малый суслик (Citellus pygmaeus Pall.)	11/0,1	—	—	—	—	—	—	3/3,9
Суслик близкий к краснощекому (Citellus aff. erythrogenys Br.)	—	24/6,5	19/1,9	12/0,8	15/0,9	12/14,3	14/5,6	—
Суслик песчаник (Citellus fulvus Licht.)	—	—	—	—	—	—	—	2/2,6
Большой тушканчик (Allactaga jaculus Pall.)	4/0,04	4/1,1	39/3,8	8/0,6	239/14,1	1/1,2	—	1/1,3
Тушканчик прыгун (Allactaga saltator Eversm.)	—	—	18/1,8	2/0,15	22/1,3	—	4/1,6	—
Мелкие тушканчики (Allaclaga elater Licht, Allactagulus acontion Pall., Scirtopoda telum Licht.)	—	—	2/0,2	10/0,75	117/6,9	1/1,2	4/1,6	64/84,2
Степная мышовка (Sicista subtilis Pall.)	37/0,4	4/1,1	1/0,1	3/0,2	1/0,1	—	2/0,8	—
Водяная крыса (Arvicola amphibius L.)	2/0,02	2/0,5	45/4,4	57/4,0	188/11,1	6/7,1	9/3,6	—
Слепушонка (Ellobius talpinus Pall.)	—	108/29,3	10/1,0	24/1,7	116/6,8	3/3,6	—	2/2,6
Горная полевка Стрельцова (Alticola strelzovi Kastsch.)	—	—	273/26,7	290/20,4	310/18,2	2/2,4	31/12,4	—
Степная пеструшка (Lagurus lagurus Pall.)	7215/78,8	49/13,3	40/3,9	331/23,3	88/5,2	27/32,1	54/21,7	2/2,6
Желтая пеструшка (Lagurus luteus Eversm.)	—	—	—	9/0,6	—	—	1/0,4	—

Стадная полевка (Stenocranius gregalis Pall.)	778/8,5	2/0,2	23/2,2	422/29,9	36/2,1	4/4,8	56/22,5	—
Обыкновенная полевка (Microtus arvalis Pall.)	668/7,3	—	18/1,8	116/8,2	9/0,5	3/3,6	12/4,8	—
Красная полевка (Clethrionomys rutilus Pall.)	—	—	2/0,2	1/0,1	—	—	—	—
Мелкие полевки, не определенные до вида	29/0,3	68/18,4	292/28,5	—	313/18,4	—	—	—
Обыкновенный хомяк (Cricetus cricetus L.)	1/0,01	3/0,8	64/6,3	11/0,8	36/2,1	—	1/0,4	—
Хомячок Эверсмана (Allocricetulus eversmanni Br.)	88/1,0	25/6,8	12/1,1	14/1,0	44/2,6	3/3,6	8/3,2	2/2,6
Джунгарский хомячок (Phodopus songarus Pall.)	149/1,6	18/4,9	4/0,4	4/0,35	4/0,2	—	1/0,4	—
Домашняя мышь (Mus musculus L.)	88/1,0	1/0,3	—	2/0,15	—	—	—	—
Лесная мышь (Sylvimus sylvaticus L.)	1/0,01	—	3/0,3	6/0,4	4/0,2	—	—	—
Малая пищуха (Ochotona pusilla Pall.)	70/0,8	59/16,0	142/13,9	84/5,8	136/8,0	—	—	—
Гобийская пищуха (Ochotona pricei Thomas)	—	—	—	—	—	21/25,0	49/19,6	—
Заяц беляк (Lepus timidus L.)	1/0,01	—	7/0,7	5/0,4	3/0,2	—	—	—
Ушастый еж (Hemiechinus auritus)	—	—	—	1/0,1	2/0,1	—	—	—
Землеройка бурозубка (Sorex sp.)	4/0,04	—	—	—	—	—	1/0,4	—
Землеройка белозубка (Crocidura sp.)	2/0,02	—	—	2/0,15	1/0,1	—	—	—
Летучая мышь, не определенная до вида	—	—	—	—	1/0,1	—	—	—
Горностай (Mustela erminea)	—	—	—	1/0,1	6/0,4	—	—	—
Ласка (Mustela nivalis)	14/0,15	2/0,5	9/0,9	2/0,15	13/0,8	1/1,2	2/0,8	—
Общее число животных	9 162	369	1 023	1 417	1 704	84	249	76

Таблица 3

Численность мелких млекопитающих в окрестностях Карагандинской с.-х. опытной станции в 1942—1943 гг. в разное время года по данным анализа птичьих погадок

Название животного	Минимальное число зверьков						Число зверьков, приходящихся в среднем на один телефонный столб					
	1942 г.			1943 г.			1942 г.			1943 г.		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
Степная пеструшка	290	758	1 702	2 477	534	1 454	0,71	1,47	3,89	5,17	1,15	3,00
Обыкновенная полевка	83	288	132	107	41	17	0,20	0,56	0,30	0,22	0,09	0,03
Стадная полевка	42	141	205	255	74	61	0,10	0,27	0,47	0,53	0,16	0,13
Мелкие полевки, не определенные до вида	—	5	—	—	14	10	—	0,01	—	—	0,05	0,02
Водяная крыса	—	—	—	1	—	1	—	—	—	0,002	—	0,002
Джунгарский хомячок	52	20	19	41	3	7	0,14	0,04	0,04	0,09	0,006	0,01
Хомячок Эверсмана	9	4	12	56	5	2	0,02	0,01	0,03	0,12	0,01	0,004
Обыкновенный хомяк	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	0,002	—
Домашняя мышь	24	11	28	18	4	3	0,06	0,02	0,06	0,04	0,01	0,006
Лесная мышь	—	—	1	—	—	—	—	—	0,002	—	—	—
Степная мышевка	2	11	6	—	13	5	0,005	0,02	0,01	—	0,03	0,01
Большой тушканчик	—	—	1	1	2	—	—	—	0,002	0,002	0,004	—
Малый суслик	—	2	2	1	4	2	—	0,004	0,005	0,002	0,01	0,004
Малая пищуха	4	—	6	30	7	23	0,01	—	0,01	0,06	0,015	0,05
Заяц беляк	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—		0,002
Землеройка белозубка	—	—	2	—	—	—	—	—	0,005	—	—	—
Землеройка бурозубка	—	—	1	—	—	3	—	—	0,002	—	—	0,006
Ласка	—	—	—	3	2	9	—	—	—	0,006	0,004	0,02
Общее число животных	513	1 240	2 117	2 990	704	1 598	1,25	2,41	4,84	6,24	1,51	3,29
Число телефонных столбов, под которыми собраны погадки	410	514	437	479	466	485	—	—	—	—	—	—

ни и сил, чем это потребовалось для сбора погадок, производившегося попутно с другими работами.

В окрестностях опытной станции в продолжение двух лет в апреле, июле и октябре производился исчерпывающий сбор погадок под телефонными столбами. На основании анализа их составлена табл. 3 и диаграмма (рис. 1), демонстрирующие изменения численности зверьков по временам года.

В 1942 г. началось массовое размножение мышевидных грызунов. Нарастание численности степных пеструшек и стадных полевок шло с весны 1942 г. до весны 1943 г., причем у пеструшек значительно быстрее. Вымирания за зиму не произошло. В мае же их население резко уменьшилось и к осени лишь немного снова выросло. Для обыкновенных полевок наибольшая численность установлена летом 1942 г., после чего шло уменьшение их. В предыдущие годы обыкновенные полевки в этой местности встречались очень редко. Увеличение числа джунгарских хомячков в весенних сборах может быть объяснено тем, что зимой этот зверек (белеющий на зиму) чаще, чем другие грызуны, передвигается по поверхности снега и легко становится добычей хищников. Пищухи на посевах опытной станции имелись в 1936 г., после чего этих приметных грызунов здесь не замечали до 1942 г., в 1943 г. их стало заметно больше. В сборах 1942 г. не было костей ласки, в 1943 г. они найдены. Очевидно, нарастание числа грызунов с 1942 г. создало условия для большего размножения этого хищника. Данные анализа погадок полностью подтверждаются непосредственными наблюдениями над грызунами, сопровождаемыми раскопкой нор и ловлей мышеловками.

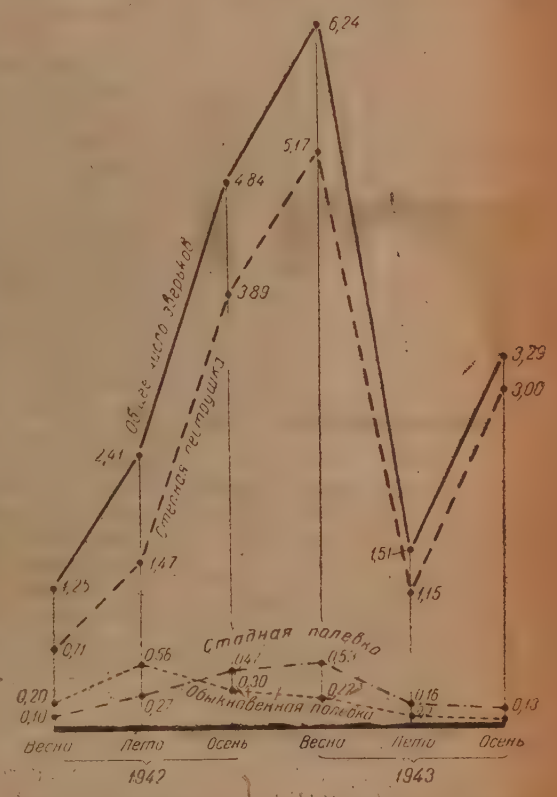

Рис. 1. Изменение плотности заселения мелкими зверьками окрестностей Карагандинской с.-х. опытной станции на протяжении 1940—1943 гг. (цифры указывают число зверьков в остатках в среднем под одним телефонным столбом)

Рис. 2 и 3 демонстрируют численность грызунов на отдельных угодьях в окрестностях опытной станции. Так, из рис. 2 видно, что стадная и обыкновенная полевки явились как бы викарирующими видами. На рис. 3 выявлено, что сплошные распашки заметно снижают заселенность грызунами, что главным местом скопления грызунов была караганниковая степь и что особенно благоприятные условия для размножения грызунов создались на тех посевах многолетних трав, где не было должного агротехнического ухода.

Этим примером, далеко не исчерпывающим имеющегося материала, подтверждается несомненная ценность метода анализа погадок при изучении населения мелких млекопитающих. Этот метод должен широко применяться как при рекогносцировочных териологических обследованиях, так и при стационарных многолетних исследованиях.

Учет численности зверьков по входам в их норы широко применяется и рекомендуется официальными инструкциями для работников по борьбе с грызунами.

На основании многолетнего опыта можно указать на следующие особенности этого метода, которые должны приниматься во внимание при оценке заселенности земель зверьками.

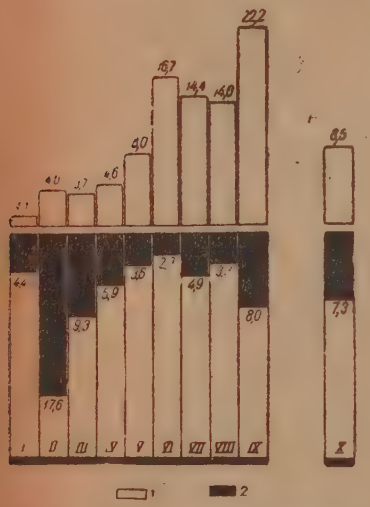

Рис. 2. Относительная численность обыкновенной и стадной полевок в окрестностях Карагандинской с.-х. опытной станции в 1942—1943 гг. (в % от общего числа мелких зверьков). Названия угодий:

I — посевы кормовых трав, *II* — степь с караганником, *III* — степь без караганника, *IV* — посевы опытной станции, *V—VIII* — богарные посевы, *IX* — древесные посадки и пустыри. *X* — средние данные по всей обследованной местности.
1 — стадная полевка (Stenocranius gregalis Pall.), *2* — обыкновенная полевка (Microtus arvalis Pall.)

1. Хотя норы разных видов животных имеют некоторые характерные отличительные признаки, но случаи поселения или укрытия в чужих норах настолько часты, что при обследованиях по норам можно разграничивать только мелкие норы (мышевидных грызунов) и крупные (сусликов, хомяков, тушканчиков и т. д.). Следовательно, учет по норам не дает сведений о видовом составе обитателей их.

2. По числу входов в норы, хотя бы они подсчитывались и после предварительной прикопки, нельзя судить о действительном числе живущих в них зверьков, потому что, во-первых, один зверек обыкновенно пользуется несколькими норками и, во-вторых, несомненны факты частых перекочевок зверьков, иногда на большие расстояния. Ежегодно к осени, а также после эпизоотий мелких млекопитающих процент заселенных нор уменьшается. Вообще он очень непостоянен, и на рядом расположенных, даже небольших полях может резко различаться. Обитаемость нор находится в зависимости от характера растительного покрова и почвы в момент обследования, но для определения численных соотношений между количеством обитателей нор и различными показателями, характеризующими условия среды, еще не собрано достаточных фактических материалов.

3. Входы в непосещаемые норы постепенно, в течение 2—3 месяцев, под действием ветров и дождей оплывают и закрываются, причем на непахотных, плотных почвах медленнее, чем на рыхлых, вспаханных. Следовательно, наличие входов в норы свидетельствует о нахождении здесь зверьков хотя бы в последние 3 месяца перед обследованием.

Поэтому для общей оценки плотности заселенных земель мелкими млекопитающими подсчет входов в норы можно счесть пригодным. Но для получения объективных численных показателей действительного количества обитателей нор нужно учитывать экологическое и этологическое своеобразие отдельных видов зверьков, а с этой стороны даже

самые обычные мелкие млекопитающие изучены еще далеко недостаточно.

Указанные приемы надзора за численностью мелких млекопитающих применялись в продолжение нескольких лет агротехническим персоналом на землях Карагандинского совхоза НКВД. Помимо того, что делались ежегодные указания о зараженности грызунами отдельных угодий, что было необходимо для организации мероприятий по защите посевов от этих вредителей, получена возможность дать общую характеристику заселения грызунами обследованной территории.

На равнинах со светлокаштановыми, бурыми и местами солонцоватыми почвами, где сосредоточена большая часть посевов, видовой состав грызунов был мало разнообразен, а численность особей их резко колебалась в разные годы. Именно здесь ярко проявлялись мас-

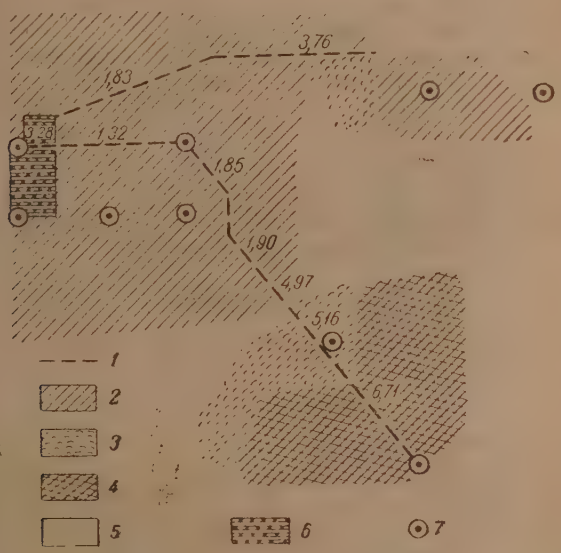

Рис. 3. Сравнительная плотность заселения мелкими зверьками окрестностей Карагандинской с.-х. опытной станции по данным анализа птичьих погадок (цифры указывают число зверьков в остатках в среднем под одним телефонным столбом)

1 — телефонная линия, *2* — посевы, *3* — степь с кустарниками, *4* — некультивированные многолетние травы, *5* — степь без кустарников, *6* — древесные посадки и пустыри, *7* — населенные пункты

совые размножения грызунов, и тогда проводилась борьба с ними на больших площадях; при этом методы истребления были однообразными, так как обычно преобладали один-два вида грызунов. Главными местами переживания грызунов на равнинах были кустарниковые заросли (преимущественно караганника и спиреи), берега рек и озер и на поливных землях — плотины и валики оросительной сети.

В горных местностях, с более богатой, местами древесной растительностью и с темноцветными почвами в долинах, встречались обычно все виды грызунов, свойственные центральной части Карагандинской области, что обусловлено разнообразием экологических условий в горном ландшафте. Здесь ежегодно наблюдалась заметная заселенность грызунами, но в разные годы преобладали разные виды их. При организации борьбы с ними приходилось применять разнообразные методы, приспособляясь к видовому разнообразию вредителей и к

различной обстановке мест обитания. Борьба затруднялась тем, что посевы заселялись грызунами из трудно доступных мест в ущельях и на крутых склонах.

На холмистых плоскогорьях с щебнистыми почвами и бедной ксерофитной растительностью, используемых главным образом как пастбища, население грызунов было наиболее редким. Лишь местами они скоплялись в понижениях с лучшей травянистой растительностью и в зарослях караганника у основания холмов.

Более подробные данные о местной фауне грызунов были опубликованы в нашем отчете о работе лаборатории (Вестник микробиологии и паразитологии, XIX, вып. 3—4, Саратов, 1940), а материалы по экологии отдельных видов, полученные при проведении обследований, послужат предметом особых статей.

Таким образом, пригодность перечисленных приемов изучения грызунов, в частности динамики их населения, была проверена, и в результате применения их собраны фактические материалы о фауне млекопитающих мало изученной Карагандинской области Казахской ССР.

ON METHODS FOR STUDYING THE FLUCTUATION IN NUMBER OF SMALL MAMMALS

S. I. OBOLENSKIJ

Karaganda Agricultural Experimental Station

Summary

The author examines in details the method of determination of bones from the bird pellets. This easy, rapid and exact method allows to know the species composition of the micromammalian fauna and the quantitative variability of the single species in relation to different localities, years and seasons. The method of estimation of the entrances in the burrows is also discussed.

The availability of the treated method is illustrated by some examples of the investigation of the rodents in the central part of the Karaganda district (Kazakh S.S.R.) with a short description of a distribution of rodents living there.

ЗООЛОГИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА СССР

(Преимущественно за 1940 год)

Собрана В. Г. Симановской, под ред. проф. В. В. Алпатова

Институт зоологии
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

XVI. Амфибии и рептилии

Алексеев В. М. Морфология крови ядовитых змей, Сов. здравоохранение Туркмении, 1 : 37—38, 1940 2555

Алексеенко Б. А. Гистогенез поперечнополосатой мышечной ткани у амфибий, наблюдения над гистогенезом у аксолотля, Архив анат., гистол. и эмбриол., XXIII, 3:231—257, 1940 2556

Балинский Б. И. Взаимоотношение различных типов корреляций в развитии эктодермального ротового впячивания у амфибий, ДАН СССР, XXVIII, 8 : 758—760, 1940 2557

Балінський Б. І. Детермінація зябрової і клоакальної частин кишкового тракту в хвостатих амфібій, Тр. Ін-ту зоологии АН УРСР, Зб. дослідів над індивідуальним развитком тварин, 13:3—49, 1940 [1] 2558

Балінський Б. І. До питания про детермінацію ентодермальних органів у амфібій, Тр. Ін-ту зоологии АН УРСР, Зб. дослідів над індивідуальним развитком тварин, 12 : 3—36, 1939 2559

Балінський Б. І. Про порушення в развитку балансерів при дефектах в ентомезодермі у зародків тритона, АН УССР. Зб. дослідів над, індивідуальним развитком тварин, 12 : 73—96, 1939 2560

Балинский Б. И. Формирование дефинитивного кишечного тракта у амфибий по опытам локализированной витальной покраски, ДАН СССР, XXVII, 5 : 512—515, 1940 2561

Банников А. Г. Экологические условия зимовок травяной лягушки (Rana temporaria L.) в Московской области, Сб. научн. студ. работ МГУ, Зоология, 16 : 41—64, 1940 2562

Бодрова Н. В. Atrium і додаток до відомостей про S. venosus. Сообщ. II. Іннервація серця Rana esculenta, Київ, Мед. журн., IX, 4 : 1057—1100, 1940 2563

Бодрова Н. В. Ventriculum. Сообщ. III. Іннервація серця Rana esculenta, Київ Мед. журн., IX, 4 : 1100—1106, 1940 (Сообщ. I — там же, VII, 3, 1937) 2564

Борсук Р. А. К вопросу о роли центральной нервной системы при регенерации хвоста у аксолотля, Учен. зап. МГУ, 43, впечатка «Тр. Н.-и. ин-та эксп. морфогенеза МГУ», VII : 221—231, 1940 2565

Брунст В. В. Вивчення факторі в дефінитивного формування регенерата хвоста тритона після рентгенопромінювання, Праці Наук.-досл. ін-ту біології Київ. держ. ун-ту. II : 85—100, 1939 2566

Величковский М. Вывод ужей из яиц. Живая природа, 10, 1940 . 2567

Войткевич А. А. Влияние различных зон передней доли гипофизы на тиреоидный аппарат амфибий. Сообщ. III. Морфогенетическая активность различных частей гипофиза, ДАН СССР, XV, 6—7 : 397—404, 1937 2568

Войткевич А. А. О торможении метаморфоза головастиков веществом «эозинофильной зоны» передней доли гипофиза. Сообщ. IV, ДАН СССР, XV, 6—7 : 397—404, 1937 2569

Воронцова М. А. и Лиозцер Л. Д. К вопросу о механизме прободения оперкулярной мембраны в процессе метаморфоза у Anura, ДАН СССР, XXVI, 8 : 837—840, 1940 2570

Гольцман О. Г. Участие чужеродной кожи в процессе регенерации конечности аксолотля, Бюлл. экспер. биол. и мед., VIII, 2 (8) : 119—122, 1939 2571

Детлаф Т. А. Особенности эктодермы бесхвостых амфибий, ДАН СССР, XXVIII, 7 : 669—672, 1940 . . 2572

[1] Продолжение. (Предыдущие отделы библиографии за 1940 г. см. Зоологический журнал, XXI, вып. 1—2 и 5; XXII, вып. 1, 5 и 6, и XXIII, вып. 1, 2—3 и 5.)

Драгомиров Н. И. Длительность воздействия, необходимого для индукции ретины у зародышей амфибий. ДАН СССР, XXVI, 5:515—518, 1940 2573

Емельянов А. А. и Гефгросс О. Г. Болезни щитомордника Дальнего Востока, Вест. ДВФАН, 25:105—106, 1937 2574

Жирмунская Е. А. и Харитонов С. А. Влияние ядра кобры (Naja Naja) на рецепторные приборы кожи. ДАН СССР, XXIX, 2:169—171, 1940 2575

Иваненко И. Д. Особенности экологии некоторых амфибий засушливой Присивашской степи (тезисы докл.), АН УССР, Эколог. конфер., Киев, 15—20, XI, 1940 2576

Іосіфова М. А. Вплив сезоні в року на вміст фосфатидів у мускулах жаби, Біохім. журн. АН УРСР, XIII, 3:495—513, 1939 . . . 2577

Ирихимович А. И. Видовые различия порогов чувствительности тканей амфибий к тиреоидному гормону, Бюлл. эксп. биол. и мед., X, 6:429—432, 1940 2578

Ирихимович А. И. К анализу видовых различий личиночного развития амфибий, Учен. зап. МГУ, 43, впечатка «Тр. Н.-и. ин-та экспер. морфогенеза МГУ», VII:233—248, 1940 2579

Ирихимович А. И. Причины видовых различий в личиночном развитии Anura, ДАН СССР, XXVII, 1:95—96, 1940 2580

Ишунин Г. И. Ядовитые змеи Туркмении. Краткие указания по систематике, синонимике, морфологии и экологии, Сов. здравоохранение Туркмении, 2:75—79, 1940 2581

Камнев И. Влияние изотонического раствора сахара на клетки различных тканей амфибий, Тр. Физиол. ин-та ЛГУ, 36:111—128, 1936 2582

Кацнельсон З. С. Влияние солей лития на ход гистогенетических процессов у хвостатых амфибий, ДАН СССР, XXVIII, 3:280—283, 1940 2583

Коган Р. Е. Индуцирующее воздействие продолговатого мозга на туловищный эпителий амфибий, Учен. зап. МГУ, 43, впечатка «Тр. Н.-и. ин-та экспер. морфогенеза МГУ», VII:47—54, 1940 2584

Коган Р. Е. Строение латеральных близнецов Triton taeniatus, полученных при косом разрезе гаструлы, Бюлл. экспер. биол. и мед., II, 5:344—346, 1936 2585

Компанцев Н. Н. и Постинский Б. В. Токсикологические данные о змеях Средней Азии, Тр. Узб. зоол. сада, 1:63—91, 1940 2586

Красавцев Б. А. К вопросу о роли амфибий в садах и огородах Предкавказья, Тр. Ворошилов. гос. пед. ин-та, 1:21—38, 1939 2587

Красавцев Б. А. К экологии обыкновенного тритона в Предкавказье, Тр. Ворошилов. гос. пед. ин-та, II:166—192, 1940 2588

Кучерова Ф. Н. Удаление и пересадка обонятельной плакоды у зародышей некоторых бесхвостых амфибий, Учен. зап. Рост. н/Д. гос. ун-та, III:37—75, 1940 2689

Ланге Н. О. Взаимоотношение между редукцией конечностей и развитием брюшной мускулатуры рептилий, АН СССР, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, II, 1:349—374, 1940 2690

Лигнау Н. Г. Влияние кожной пересадки на регенерацию (экспер. исследование над тритоном), Научн. мат-лы Укр. ин-та эксперим. офтальмологии, Одесса, 138—139, 1939 2691

Лиознер Л. Д. Исследование свойств регенерационной почки хвоста амфибий, Архив анат., гистол. и эмбриол., XXIII, 3:258—278, 1940 2692

Максианович М. И. Яд кара-курта Lathrodectus B-guttatus как антиген. Эффективность антитоксина в экспериментах на животных, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, VIII, 6:51—64, 1939 2693

Максианович М. И. Яды среднеазиатских змей как антигены, ч. I, Тр. Узб. ин-та экспер. мед., V:32—60, 1940 2694

Мануилова Н. А. Исследование линзообразовательных свойств изолированного эпителия головастиков. Архив анат., гистол. и эмбриол., XXIII, 3:279—290, 1940 . . 2695

Мануилова Н. А. Распространение потенции к образованию глаз на стадии поздней нейрулы у Anura, Тр. Биол. станции Наркомпроса Груз. ССР, 1:155—173, 1940 . . . 2696

Маркус Г. К сравнительной миологии. Сообщ. XXIX. К познанию гимнофионов, АН СССР, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, 1:157—174, 1939 2697

Мачабели А. И. Гетеропластические пересадки слухового пузырька в боковую область зародышей Triton vittatus и Triton taeniatus, Тр. Биол. станции Наркомпроса Груз. ССР, 1:172—183, 1940 2698

Мачабели А. И. К вопросу о гетерогенной индукции конечности у Anura, Тр. Биол. станции Наркомпроса Груз. ССР, 1:184—195, 1940 2699

Машковцев А. А. Морфофизиологические закономерности в развитии позвоночных животных (роль внутренних и внешних морфогенных факторов в развитии наружных жабр амфибий), АН СССР, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, 1:383—438, 1939 2700

Медникян Г. А. Фармакологические свойства яда змеи щитомордника. Сообщ. I. Фармакология и токсикология, 1, 2—3, 1938 2701

Медникян Г. А. Фармакологические свойства яда змеи щитомордника (Ancistrodon blomhofii ussuriensis S. Emelianoff). Сообщ. II. Фармакология и токсикология, II, 6 : 47—58, 1939 2702
Меписашвили И. О возрастных изменениях количества и толщины мышечных волокон лягушки, Бюлл. экспер. биол. и мед., X, 1—2 : 17—20, 1940 2703
Могила М. Т. Про тонкі структури нервів сечового міхура жаби і черепахи, Мед. журн., X, 3 : 891—911, 1940 2704
Новикова Е. И. и Лазаров Г. А. Роль амфибий в эпизоотологии туляремии, Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол., XIX, 2 : 271—294, 1940 2705
Орехович В. Н. и Соколова Т. П. Об изменчивости белков тканей в процессе регенерации органов у амфибий, ДАН СССР, XXVIII, 8 : 748—750, 1940 2706
Пестинский Б. В. Материалы по биологии ядовитых змей Средней Азии, их ловле и содержанию в неволе, Тр. Узбекистан. зоол. сада, 1 : 4—62, 1939 2707
Пестинский Б. В. Работа с ядовитыми змеями в Ташкенте, Лг. Вестн. знания, 3, 1937 2708
Пестинский Б. В. Reptilia. Заметки о новых местонахождениях наземных позвоночных Средней Азии, Тр. Узбекистан. зоол. сада, 1 : 137—139, 1939 2709
Полежаев Л. В. Проблема региональности в онтогенезе амфибий, Усп. совр. биол. XII, 3 : 447—467, 1940 2710
Попов В. В. О линзообразующей способности глаза взрослых амфибий, ДАН СССР, XXIV, 7 : 720—722, 1939 2711
Попов В. В. О линзообразующей способности глаза взрослых амфибий. Уч. зап. МГУ, 43, впечатка «Тр. Н.-и. ин-та экспер. морфогенеза МГУ», VII : 27—33, 1940 . . . 2712
Рабинович Э. А, Сравнительная патология туберкулезного спондилита у рептилий, Тр. Моск. зоопарка, II, 1 : 34—50, 1940 2713
Рабинович Э. А. Экспериментальное изучение БК рептилий, Тр. Моск. зоопарка, II, 1 : 50—52, 1940 2714
Ратнер Ю. Б. Сверхкомплектная передняя конечность у лягушки, Наукові праці Київ, вет. ін-ту, II : 145—152, 1940 2715
Розенберг М. А. Діяння на серцевосудинний препарат жаби нормальних сироваток різного прохождення. В кн.: «Проблеми анафілаксії», Київ, 107—123, 1938 . . 2716
Розенберг М. А Продіяння екстракті в органів нормальних і сенсибілізованих холоднокровних на серцевосудинну систему нормальних і сенсибілізованих жаб (III). В кн.: «Проблеми анафілаксії», Київ, 140—149, 1938 2717
Розенберг М. А. Реакція серцевосудинної системи сенсибілізованої жаби на введення кінської сироватки і інших колодідів. Сообщ. II. До питання про анафілаксію в холоднокровних. В кн.: «Проблеми анафілаксії», Київ, 124—140, 1938 2718
Ростомбеков В. Н. К герпетофауне Абхазии, Материал к фауне Абхазии, Груз. фил. АН СССР, 117—121, 1939 2719
Самарова В. Конечности потенции кожи аксолотля, Бюлл. экспер. биол. и мед., X, 4 : 228—231, 1940 2720
Сергеев А. М. Материалы по постэмбриональному росту рептилий (II), Зоол. журн., XVIII, 5 : 888—903, 1939 2721
Сергеев А. М. О происхождении живорождения рептилий по данным зоогеографии, Об-во испыт. природы. М., 36 стр., 1940 2722
Сергеев А. М. О филогении эмбриональных приспособлений, коррелятивно связанных с твердыми яйцевыми оболочками. Сообщ. II. О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий, Изв. АН СССР, Серия биол. 1 : 3—30, 1940 2723
Сингаевская Е. И. К вопросу о детерминации балансеров у амфибий, ДАН СССР, XXVIII, 8 : 755—757, 1940 2724
Сластененко Е. П. Земноводные и пресмыкающиеся, Природа Рост. обл., Ростов н/Д., 249—256, 1940 2725
Соколов М. Р. Каталог коллекции позвоночных зоологического кабинета Киргизского государственного музея краеведения. Пресмыкающиеся (Reptilia), Киргизиздат, Фрунзе, III, 1 : 1—24, 1940 2726
Сосновский И. П. К биологии размножения узорчатого полоза (Elaphe dione Pall.), Тр. Моск. зоопарка, 1 : 169—173, 1940 2727
Субботин М. Я. К вопросу о так называемых «истинных стоматах» в мезотелии полости тела у амфибий, Сб. научн. студ. об-ва 3-го Моск. мед. ин-та, 3 : 3—9, 1940 . . 2728
Талызин Ф. Ф. Фармакологические свойства яда гадюки Радде (Vipera Raddei Bttg., 1870). Сообщ. I. Фармакология и токсикология, II, 6 : 66—69, 1939 2729
Терентьев І. Б. Детермінація матеріалу спинного гребеня хвостатих амфибій, Студ. наук. праці, Київ. держ. ун-т, Зб «Биологія та геологія», 4 : 69—86, 1939 2730
Терентьев І. Б. До питання про роль гангліонарної пластинки в развитку спинного плавця в хвостатих амфібій, Тр. ін-ту зоол. АН УРСР, Зб. дослідів над індивідуальним развитком тварин, 13 : 83—90, 1940 2731

Терентьев П. В. и Чернов С. А. Краткий определитель земноводных и пресмыкающихся СССР, Учпедгиз, Л., 95 стр., 1936 . 2732

Терентьев П. В. и Чернов С. А. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР, изд. 2-е, Учпедгиз. Л., 183 стр., 1940 2733

Толмачева-Мельниченко Е. П. Влияние однократного облучения на зародышей аксолотлей на разный стадиях развития. Бюлл. экспер. биол, и мед., VIII, 3—4 (9—10) : 208—210, 1939 2734

Толмачева-Мельниченко Е. П. Влияние слабых доз ультрафиолетовых лучей на регенерационный процесс у аксолотлей. Сообщ. III. Влияние ультрафиолетовых лучей на регенерационный процесс. Бюлл. экспер. биол. и мед., IX, 2—3 : 151—153, 1940 2735

Толмачева-Мельниченко Е. П. Влияние ультрафиолетовых лучей на развитие амфибий. Сообщ. I. Бюлл. экспер. биол. и мед., VIII, 2 (8), 111—115, 1939 . . 2736

Уманский Э. Исследование взаимодействия внутренних тканей с регенерационным материалом при регенерации, рентгенизованной конечности аксолотля, Бюлл. экспер. биол. и мед., VIII, 2 (8) : 106—110. 1939 2737

Уманский Э. Исследование регенерационных потенций кожи голени на ампутационной поверхности бедра рентгенизированной конечности, аксолотля, Бюлл. экспер. биол. и мед., X, 4, 22—23, 1940 2738

Файтельберг Р. О. и Хинкус С. Ф. Влияние препаратов скелетных мышц на рост аксолотлей. Сообщ. I, Наук. зап. Одес. держ. пед. ін-ту, II, 7—10, 1939 2739

Финкельштейн Е. А. и Коварская Р. А. Влияние динитрофенола 1-2-4 на регенерацию конечностей аксолотлей при сбалансированном кормлении, Бюлл. экспер. биол. и мед., X, 6 : 406—410, 1940 2740

Цемш І. О. До систематики та географічного поширення амфібій та рептилій на Україні, Київ. держ. ун-ту, Студ. наук. прац Зб. «Биолог. та геология», 4 : 103—116, 1939 2741

Цобкалло Г. И. Общая токсичность и действие на кровь. Сообщ. I. Фармакологическая характеристика яда гюрзы (Vipera lebetina L.), Фармакология и токсикология, II, 6 : 59—65. 1939 2742

Чернов С. А. Земноводные и пресмыкающиеся. В кн.: «Жизнь пресных вод СССР», ред. Жадин, АН СССР, 1 ; 33—43, 1940 2743

Шапіро Е. Вплив убитого індуктора на диференціювання ізольованих півгаструл у тритона Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, Зб. дослідів над індивідуальним развитком тварин, 13 : 67—81, 1940 2744

Шеина А. П. Сравнительное изучение линзообразовательных свойств туловищного эпителия на разных стадиях развития у Rana temporaria, Rana exculenta и Rana arvalis, ДАН СССР, XXIX, 1 : 72—74, 1940 2745

Шереметьева Е. А. Дослідження спонтанних опухів аксолотля (Siredon pisciformis). А. пігментні опухи (1). Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, Зб, дослідів над индивідуальним развитком тварин, 12 : 37—61, 1939 2746

Шмальгаузен О. И. Развитие слуховых пузырьков в отсутствие продолговатого мозга у амфибий, ДАН СССР, XXVIII, 3 : 276—279, 1940 2747

Шнейдер Г. Г. Влияние нервной системы на регенерацию конечностей аксолотля, Изв. АН СССР, 3 : 388—404, 1940 2748

Штамм А. Р. Об отсутствии рептилий в районе нижней Зеи (Амурская область) (тезисы докл.), АН УССР, Эколог. конфер. Киев, 15—20, XI, 1940 2749

Эквтимишвили З. С. Амфибии Боржомо-Бакурианского района, Тр. Биол. станции Наркомпроса Груз. ССР, 1 : 110—129, 1940 . . 2750

Юсин В. А. и Сукачев Е. Г. Биохимия крови ядовитых и неядовитых змей. Сообщ. I. Сов. здравоохранение Туркмении, 1 : 38—40, 1940 2751

XVII. Птицы

Айзупет М. П. Исследование регенерационных процессов развивающихся скелетных частей конечностей у эмбрионов курицы, ДАН СССР, XXVII, 7 : 753—755, 1940 . . 2752

Акімов М. П. Аналіз орнітонаселення штучних степових лісонасаджень, Наук. зап. Дніпропетр. держ. ун-ту, IX : 35—48, 1938 . . . 2753

Антонова М. Ф. и Лысенко В. Е. Методика и эффективность искусственного осеменения кур, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции, 1 : 187—192, 1937 . . 2754

Архаров И. Куриные птицы, ч. I, Боец охотник, 11, 1939 2755

Архаров И. Куриные птицы, ч. II, Боец охотник, 1 : 40, 1940 2756

Астапов М. Зависимость анатомического строения костного лабиринта от способа передвижения некоторых представителей отрядов Pici и Passeres, Тр. Узбекистан. гос. ун-та, VIII, 1937 . . . 2757

Баяндуров Б. И. и Ганин М. К вопросу о нервной регуляции питания. Влияние удаления различных участков обоих полушарий головного мозга у птиц на

вес тела, Тр. Томск. гос. мед. ин-та, XI, 3:49—72, 1940 2758

Белопольский Л. О. Альбом-определитель птиц Баренцова моря. Гос. заповедн. по гаге и птичьим базарам «Семь островов», «Мурманрыба», Л., 32 стр., 1939 . . . 2759

Благосклонов К. Н. Охраняйте птиц. Ред. Г. П. Дементьев, Моск. зоопарк, 32 стр., 1940 . . . 2760

Борисенко Е. Я. Изучение биохимических свойств белка куриного яйца в связи с различными системами спаривания (тезисы докл.), Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, Юбил. научн. тимиряз. конфер., 1940 2761

Бродский А. Л. и Дровянников П. М. Птицы как источник накопления хитина в почве, Ташкент, Социалистическая наука и техника, 7:28—31, 1938 2762

Будниченко А. С. К вопросу о значении грача в агромелиоративных насаждениях, Тр. ХЗВИ, VIII, Сектор экологии, 1939 2763

Будниченко А. С. Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества (тезисы докл.), АН УССР, Эколог. конфер., Киев, 15—20:XI, 1940 2764

Будниченко А. С. Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества. Тр. Уманск. гос. учит. ин-та, I, 1940 2765

Бутурлин С. А. и Дементьев Г. П. Полный определитель птиц СССР, Когиз, М., 3:1—254, 1936 2766

Васильченко М. Птица в борьбе с вредителями сельского хозяйства, Советское птицеводство, 6:26—27, 1940 2767

Верещагин Н. К. Зимовки стрепета (Otis tetrax L.) и дрофы (Otis tardal) в Восточном Закавказье, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 5:57—65, 1940 2768

Владимиров Г. Е. Белковый состав мышц развивающихся куриных эмбрионов, Тр. Военно-мед. акад. РККА, XXII:49—61, 1940 . . 2769

Владимиров Г. Е. и Ярославцев А. Л. Аминокислотный состав белков мышечной ткани куриного эмбриона, Тр. Военно-мед. акад. РККА, XXII:63—70, 1940 2770

Воїнственський М. До систематики повзиків (Sittidae) УРСР, Студ. наук. праці Київ держ. ун-ту, Зб. «Біологія та геологія», 4:119—121, 1939 2771

Войткевич А. А. Влияние гипофиза на процесс смены оперения у птиц, ДАН СССР, XXVI, 4:414—416, 1940 2772

Войткевич А. А. Влияние тиреоидектомии на развитие утят, ДАН СССР, XVI, 202—205, 1938 2773

Войткевич А. А. Зависимость сезонной периодичности в изменениях гонад от щитовидной железы у Sturnus vulgaris L. ДАН СССР, XXVII, 7:740—744, 1940 2774

Войткевич А. А. Линька оперения у тиреодектомированных и кастрированных голубей, ДАН СССР, XXVII, 3:287—290, 1940 . 2775

Войткевич А. А. О гормональной обусловленности признаков оперения у Sturnus vulgaris L., ДАН СССР, XXIX, 1:68—71, 1940 . . . 2776

Войткевич А. А. О гормональной детерминации рисунка пера у Asio flammeus L., Asio otus L., ДАН СССР, XXVII, 2:184—187, 1940 . . 2777

Войткевич А. А. О неравнозначности щитовидной железы в различные периоды линьки птиц, ДАН СССР, XXVI, 5:519—521, 1940 2778

Войткевич А. А. Особенности гормональной детерминации в процессе развития пера, ДАН СССР, XXVI, 7:721—724, 1940 . . 2779

Войткевич А. А. Половые различия в активности гонад тиреоидектомированных кур, ДАН СССР, XXVI, 7:737—739, 1940 . . 2780

Вучетич В. Н. Сезонное размещение и миграция уток (подсем. Anotinae) по данным кольцевания в СССР, ч. III. Серая утка — Anas Strepera L. широконоска — Spatula, Clypeata (L.). свиязь — Mareca penelope (c), Комитет по заповедн. при СНК РСФСР, М., 102 стр., 1939 2781

Гвоздев Е. Прилет птиц в окрестностях Новосибирска, Тр. Новосиб. зоосада, 1:145—148, 1937 . . 2782

Гинтовт Ф. В. Заметки по экологии степного орла (Aquila nipalensis orientalis Cab.), Вест. микробиол., эпидемиол., и паразитол., XIX, 2:322—331, 1940 2783

Гладков И. К. К проблеме птицелета, Самолет, 3 (121):31—32, 1937 2784

Голуб Д. М. Развіцце і інервацыя надпочачніка у куранящі, Зб. праць ін-ту псіханеуралогіі, IV: 37—60, 1936 2785

Горшелева Л. С. К сравнительно-физиологической характеристике высшей нервной деятельности птиц в связи с влиянием возраста, Архив биол. наук, 42:117, 1936 2786

Грачев Н. И. Добавления к орнитофауне Кзыл-Ординской области, Изв. Казах. фил. АН СССР. I, 1: 113—114, 1939 2787

Губанова С. Г. Светлые пятна скорлупы куриных яиц, их генезис и значение, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции, I:63—71, 1937 2788

Губарьов М. Г. До питання про іжу сипухи (Tyto alba guttata Brehm) та теріофауну Богуславського району, Студ. наук. праці Київ. дер. ун-ту, Зб. «Біологія та геологія», 4:161—166, 1939 2789

Де Ливрон А. Р. Птицы Наурзумских степей, Тр. Наурзум. гос. запов., часть зоол., 1:29—126, 1939 . 2790

Данилович А. П. Гнездование кулика Фифи на Украине, Природа, 4:88—89, 1940 2791

Дементьев Г. П. К вопросу о помесях пластинчатоклювых птиц в естественных условиях, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел. биол., XLVIII, 1:84—85, 1939 . 2792

Дементьев Г. П. К систематике и распространению сибирских тетеревятников Accipiter gentilis Linnaeus, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел. биол., XLIX, 2:19—25. 1940 2793

Дементьев Г. П. Линька соколов. Зоол. журн., XIX, 3:479—490, 1940 2794

Дементьев Г. П. Материалы к авифауне Коряцкой земли, Материалы к познан. фауны и флоры СССР, Моск. об-во испыт. природы, Отдел. зоол., 2:7—83, 1940 . . 2795

Дементьев Г. П. О некоторых птицах в Московском зоопарке, Тр. Москов. зоопарка, 1:70—76, 1940 2796

Дементьев Г. П. Птицы, АН СССР, Рук. по зоол., VI:3—856, 1940 . . 2797

Дементьев Г. П. и Гладков Н. А. Инструкция по изучению фауны птиц в заповедниках, Гл. упр. по заповедникам, Науч.-метод. записки, V:11—32, 1939 . . . 2798

Дементьев Г. П. и Кафтановский Ю. М. Об одной анатомической особенности бескилевых птиц и пингвинов з связи с вопросом о систематическом положении этих групп, Зоол. журн., XVIII, 5:901—907. 1939 2799

Дементьев Г. П. и Птушенко Е. С. Расселение и географическое распространение дубровника Emberia aureola Pallas, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел биол., XLIX, 3—4:115—122, 1940 . . 2800

Дементьев Д. П. Определитель птиц Киргизской ССР. I. Дневные хищные птицы, Кирг. гос. музей краеведения Ком-та наук при СНК Кирг. ССР, Фрунзе — Казань, 56 стр., 1940 2801

Деревягин П. Я. Материалы о вертикальных кочевках птиц северных склонов Заилийского Алатау, Тр. Алма-Атин. гос. заповедника, 11:19—41, 1940 2802

Динесман Л. Г. Материалы к гнездовому периоду постэмбрионального роста некоторых видов птиц отряда Passeriformes, Сб. научн. студ. раб. МГУ, 12:29—38, 1940 . 2803

Долгушин И. А. К орнитофауне низовий реки Чу, Изв. Казах. фил. АН СССР, 1, 1:43—70, 1939 2804

Дулькеит Г. Д. и Шульпин Л. Т., Птицы Шантарских островов, Тр. Биол. н.-и. ин-та при Томск. гос. ун-те, 14:114—136, 1937 2805

Дунаева Т. Н. К экологии белой куропатки Южного Ямала, Сб. научн. студ. раб. МГУ, Зоология, 16:65—72, 1940 2806

Еланская Е. Е. К биологии размножения эму (Dromaeus novae hollandiae Lath.) (Инкубация и выкормка молодняка), Тр. Моск. зоопарка, 1:153—168, 1940 2807

Жданович И. Особенности пролетных путей около озера Чаны, Тр. Новосиб. зоосада, 1:149—153, 1937 2808

Животный мир СССР. Птицы. Под ред. проф. А. Н. Формозова и проф. Б. М. Житкова, Детиздат, М.—Л., 399 стр., 1940 2809

Житков Б. М. О значении фауны птиц для зоогеографического деления суши, Гл. упр. по заповедникам, Научн.-метод. записки, IV:86—95, 1939 2810

Зверев М. Д. Наблюдения над водяными птицами в Северном Казахстане в период линьки, Изв. Казах. фил. АН СССР, 1. 1. 75—78, 1939 2811

Зверев М. Д. Питание птиц и методика его исследования, Природа, 8:72—73, 1939 2812

Зверев Н. Д. Птицы, новые для Новосибирского района, Тр. Новосиб. зоосада, 1:31—32, 1937 . . 2813

Зверев М. Д., Павлинский Л. Д. и Гвоздев Е. Экономическое значение скворцов в Сибири, Тр. Новосиб. зоосада, I:125—127, 1937 2814

Иваненко И. Д. и Егоров Е. Ф. О гибели некоторых видов птиц на Юге Украины, Природа, 10:77—78, 1940 2815

Иванов А. И. Летняя орнитофауна Супутинского заповедника (тезисы докл.), АН СССР, 2-е совещ. по паразитол. проблемам, Л., ноябрь, 1940 2816

Иванов А. И. Птицы Таджикистана, под ред. Е. Н. Павловского, АН СССР, Тр. Тадж. базы, Зоология и паразитология, X:1—300, 1940 2817

Кириков С. В. О связях между клестами (Loxia curvirostra L.) и некоторыми хвойными породами, Изв. АН СССР, серия биол., 3:358—376, 1940 2818

Козлова-Пушкарева Е. В. Географическая изменчивость обыкновенной чечевицы Erythrina erythrina в связи с историей расселения вида, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отдел биол., XLV, 2—3:63—67, 1939 2819

Козлова Е. В. Общий обзор орнитофауны Центральной Азии, Изв. Всес. геогр. об-ва, 4—5:679—689, 1940 2820

Козлова Е. В. Работа по изучению поведения птиц, Природа, 3:80—82, 1940 2821

Компаниец А. Г. Лесозащитное

использование птиц, Лесн. хоз-во, 3:70—74, 1939 2822
Компаниец А. Г. Опыт учета гнездовой орнитофауны методом пробных площадей, Зоол. журн., XIX, 3:491—498, 1940 2823
Корелов М. Н. Об экологическом распределении птиц в Восточном Тянь-Шане, Изв. Казах. фил. АН СССР, 1,1:71—74, 1939 2824
Красавцев Б. А. О пище северокавказского фазана, Природа, 9:89—91, 1940 2825
Красовский С. К. Адаптивные особенности скелета плавающих птиц, Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, XXIII:359—374, 1940 2826
Красовский С. К. Биологические основы промыслового использования птичьих базаров. Этюды по биологии толстоклювой кайры (Uria lomvica L.), Тр. Аркт. ин-та, XXVII, 4:33—91, 1937 2827
Крикун А. А. Влияние различных дозировок рыбьего жира на рост цыплят, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции, III:82—85, 1939 2828
Крикун А. А. и Путилин И. И. Влияние моллюсков на рост цыплят, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции III:78—80, 1939 2829
Кудрявцев А. А. Желудочное и кишечное пищеварение у кур, Тр. Всес. ин-та экспер. ветеринарии, XV:192—194, 1940 2830
Ларионов В. Ф. Температурный фактор и постэмбриональное развитие птиц. Учен. записки МГУ, 43, впечатка «Тр. Н.-и. ин-та эксперим. морфогенеза МГУ», VII:291—305, 1940 2831
Лекторский И. Н. Природа региональных различий в окраске оперения птиц. Учен. записки МГУ, 43, впечатка «Тр. Н.-и. ин-та эксперим. морфогенеза МГУ», VII:249—259, 1940 2832
Лерхе А. В. Птицы. Природа Рост. обл., Ростов н/Д., 257—280, 1940 2833
Лисицкий Е. Ф. Исследование патологии в эмбриональном развитии цыпленка. В кн.: «Кормление, содержание и развитие домашних птиц». Работы IX пленума Секции животноводства 7—12 июля 1937 г., М., стр. 108—119, 1939 2834
Лобанов А. И. Техника отлова и содержания в вольере птиц, отлавливаемых для зоопарков в Астраханском заповеднике, Гл. упр. по заповедникам Научн.-метод. записки, V:211—215, 1939 2835
Ломова А. И. Определение модуса пористости скорлупы яиц популяций кур товарищества «Птицевод» и племрассадника «Ударное», Тр. Воронеж. зоовет. ин-та, V:92—94, 1939 2836
Лысенко И. Е. Влияние низких температур на выводимость яиц, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод станции. 1:9-12, 1937 . . . 2837
Лысенко И. Е. Изучение инкубационных свойств яиц от кур и от уток с индивидуальным учетом яйценоскости, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции, 1:13—27, 1937 2838
Лысенко И. Е. Особенности инкубирования утиных яиц. Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции. 1:45—51, 1937 2839
Лысенко И. Е. Создание наилучших условий при искусственном инкубировании гусиных яиц, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции, 1:52—62, 1937 2840
Лысенко И. Е. Установление оптимальных условий инкубации утиных яиц, Тр. Воронеж. обл. опытн. птицевод. станции, 1:28—44, 1937 2841
Майна, или афганский скворец — Acridotheres tristis L. Его биология и распространение в Средней Азии, Тр. Узбекист. зоол. сада, II:35—43, 1940 2842
Мальцев В. В. К вопросу о микроструктуре костей у птиц, Зоол. журн., XIX. 2:286—296, 1940 2843
Машталер Г. А. Рудиментарные окраски у птиц, I, ДАН СССР. XXIX, I:75—78, 1940 2844
Машталер Г. А. Явления рекапитуляции в развитии окраски птиц, II, ДАН СССР, XXIX 2:153—156, 1940 2845
Мекленбурцев Р. Н. Заметки о новых местонахождениях некоторых наземных позвоночных Средней Азии Aves. Тр. Узбекист. зоол. сада, I:138—139, 1939 . . . 2846
Мекленбурцев Р. Н. Новое о распространении клинтуха — Columba Oenas в Узбекистане, Тр. Узбекист. зоол. сада, II:90, 1940 . 2847
Мекленбурцев Р. Н. Об окольцованном розовом скворце — Pastor roseus L., Тр. Узбекист. зоол. сада, II:91, 1940 2848
Михеев А. В. К биологии лапландского подорожника (Calcarius lapponicus L.) Зоол. журн., XVIII, 5:924—936, 1939 2849
Михеев А. В К составу авифауны Наурзумского гос. заповедника, Тр Наурзум. гос. заповедника, часть зоол., 1:153—170, 1938 . . 2850
Михеев А. В. Материалы к изучению водоплавающих птиц, Тр. Наурзум. гос. заповедника, часть зоолог., 1:171—176. 1938 2851
Михеев А. О пролетных путях водоплавающих птиц на территории СССР, Боец охотник, 8:23—26, 1940 2852
Михеев А. Промысловые птицы тундры, Сов. охотник, 7:16—18, 1940 2853
Москвин И. А. Заражаемость

птиц вирусом весенне-летнего (клещевого) энцефалита, ДАН СССР, XXVIII, 2: 189—192, 1940 . 2854
Москвин И. А. Спонтанная зараженность птиц вирусом клещевого (весенне-летнего) энцефалита (тезисы докл.), АН СССР, 2-е совещ. по паразитол. проблемам, Л., ноябрь 1940 2855
Московских А. К биологии пищухи, Изв. Противочумн. ин-та Сибири и ДВК, Москва — Иркутск, IV: 280—281, 1936 2856
Назарьевский А. и Андреева А. Жизнеспособность и продуктивность кур на крайнем Севере, Сов. птицеводство, 6: 27—28, 1940 2857
Николаев М. А. Птицы пойменных дубрав долины р. Суры, Сб. студ. работ Горьк. гос. ун-та, Биол. факульт., 1: 58—72, 1940 . . 2858
Новиков Г. А. Сезонная изменчивость веса некоторых лесных птиц, Природа, 5: 86—88, 1940 . . 2859
Носова О. А. и Гринберг Ю. Б. Техника искусственного вывода эму в Московском зоопарке, Тр. Моск. зоопарка, 1: 147—152, 1940 2860
Орехович В. Н. О регенерации печени у птиц, Тр. Н.-и. ин-та экспер. морфогенеза МГУ, VI: 293—299, 1938 2861
Орлов А. П., Новиков Б. Г. и Войткевич А. А. Влияние кастрации на летные качества почтового голубя, ДАН СССР, XXVII, 4: 405—407, 1940 2862
Осмоловская В. И. К экологии мелких соколов Наурзумского заповедника (Сев. Казахстан), Сб. научн. студ. работ МГУ, 6: 103—143, 1939 2863
Павловский Е. Н. Вероятное значение птиц в эпидемиологии клещевого энцефалита, ДАН СССР, XXVIII, 2: 186—188, 1940 . 2864
Петров С. Г. Параллельная изменчивость по окраске пера у различных пород домашних кур, ДАН СССР, XXIX, 7: 487—490, 1940 2865
Петров С. Г. Различия в размножаемости домашних кур, Изв. АН СССР, Серия биол., 2: 250—256, 1940 2866
Петров С. Г. Факторы, влияющие на размножаемость домашних кур, Изв. АН СССР, Серия биол., 2: 257—269, 1940 2867
Підоплічка І. Г. Підсумки дослідження погадок за 1924—1935 рр., Зб. праць Зоол. муз. АН УРСР, 19, 1937 2868
Покровский В. С. К экологии черного коршуна Северного Казахстана, Сб. научн. студ. работ МГУ, 12: 29—37, 1940 2869
Поликарпова Е. Ф. Влияние внешних факторов на развитие половой железы воробья, ДАН СССР, XXVI, 1: 91—95, 1940 . . . 2870
Попов Б. М. Новий в орнітофуні України птах — плавунець плосконосий (Phalaropus fulicarius L.), Студ. наук. праці Київ держ. ун-ту, 1936 2871
Портенко Л. А. Птицы острова Врангеля. Пробл. Арктики, 3: 99—130, 1937 2872
Портенко Л. А. Фауны Анадырского края, ч. II (1939). Птицы, Тр. н.-и. ин-та Полярн. землед., животнов. и промысл. хоз-ва, 6: 1—198, 1940 2873
Прицкер И. Я. Влияние высоких температур в первые часы инкубации на ее результаты, Докл. Всес. Акад. с.-х. наук, 8: 24—29, 1940 2874
Прицкер И. Я. Влияние высоких температур в первые часы инкубации на ее ход и результаты, Тр. Башк. с.-х. ин-та, II: 102—122, 1939 2875
Прицкер И. Я. К вопросу о водном балансе инкубируемых яиц, Тр. Башк. с.-х. ин-та, II: 303—307, 1939 2876
Прицкер И. Я. К вопросу о химии роста птичьих эмбрионов, ДАН СССР, XXVIII, 4: 381—384, 1940 . 2877
Прицкер И. Я. О некоторых модификациях птичьих эмбрионов, ДАН СССР, XXVI, 8: 833—836, 1940 2878
Прицкер И. Я. Различия в весе и выводоспособности яиц, снесенных в различное время дня, Докл. Всес. акад. с.-х. наук, 6: 41—44, 1940 2879
Прицкер И. Я. Рост куриных эмбрионов при изменении инкубационных температур, Сов. птицеводство, 10—11: 27—30, 1939 . . . 2880
Прицкер И. Я. Рост эмбрионов при комбинировании инкубационных температур, Тр. Башк. с.-х. ин-та, II: 123—137, 1939 2881
Промптов А. Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц, ДАН СССР, XXVII, 2: 171—175, 1940 2882
Промптов А. Н. Изучение суточной активности птиц в гнездовый период. Зоол. журн., XIX, 1: 143—159, 1940 2883
Промптов А. Н. О инстинкте гнездостроения у городской ласточки Delichon urbica L. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отдел биол., XLIX, 1: 43—49, 1940 2884
Промптов А. Н. и Лукина Е. М. Изучение оседлости синиц (Paridae aves) методом кольцевания, Зоол. журн., XVI, 4: 688—699, 1937 2885
Птушенко Е. К охране зимовок птиц, Боец охотник, 1: 42—43, 1940 2886
Птушенко Е. О значении хищных птиц в охотхозяйствах, Боец охотник, 7: 33—34, 1940 2887

Рашба О. Я. Глікоген і фосфорні сполуки мускул в ембріонів курей, Біохім. журн. АН УРСР, XIII, 3:575—589, 1939 2888
Рашба О. Я. Деякі дані про вуглеводний обмін мускулів ембріонів курей, Біохім. журн. АН УРСР, XIII, 3:591—606, 1939 2889
Редин Е. Птицы. Происхождение птиц, их жизнь и значение для человека, Медгиз, М., 143 стр., 1939 2890
Резник П. А. К изучению оседлости большой синицы в г. Ворошиловске, Тр. Ворошилов. гос. пед. ин-та, II:205—208, 1940 2891
Родіонова Т. В. Адаптивні риси будови скелету заніх кінцівок птахі в ряду Galliformes, Учен. записки Харьк. гос. ун-ту (Юбил. вып. 1805—1940), 19:173—186, 1940 2892
Родионова Т. В. Морфолого-биологический анализ мышечной системы ноги куриных Galliformes, Тр. н.-а. зоол.-биол. ин-та Харьк. гос. ун-та, 8—9:213—233, 1940 2893
Розенбах Я. Влияние различных источников витамина B_2 на продуктивность кур и инкубационные качества яиц, Сов. птицеводство, 12:23—25, 1939 2894
Ромашова А. Т. Экология пеликанов Северного Каспия (тез.), ЛГУ, 6 стр., 1940 2895
Рузский М. Д. Загадочные и залетно-заблудшие птицы Барабинской степи, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VII:111—131, 1940 2896
Рузский М. Д. О распространении и гнездовании ремеза в Барабинской степи, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VI:78—84, 1939 2897
Сатаева З. Л. Материалы к биологии горного гуся — Eulabei indica (Lath.), Тр. Узбекист. зоол. сада, II:51—56, 1940 2898
Сатаева З. Л. Смена сезонных аспектов авифауны по Ташкенту и его окрестностям, Тр. Среднеаз. гос. ун-та, серия VIII-а, Зоология, 29:74, 1937 2899
Сатаева З. Л. и Гнедовская Л. К биологии индийской майны Acridotheres tristis L. Тр. Узбекист. зоол. сада, II:35—43, 1940 . 2900
Светозаров Е. и Штрайх Г. Гормональный механизм линьки птиц, ДАН СССР, XXVII, 4:392—396, 1940 2901
Светозаров Е. и Штрайх Г. Значение света в общем росте и половом развитии птиц, Учен. записки МГУ, 43, впечатка, «Тр. Н.-и. ин-та экспер. морфогенеза МГУ», VII:307—322, 1940 2902
Светозаров Е. и Штрайх Г. Значение света в половом развитии птиц, ДАН СССР, XXVII, 4:397—400, 1940 2903
Северный А. Куриные птицы. Характеристика видового состава охотно-промысл. фазановых СССР, Боец охотник, 11, 1939 2904
Северный А. Куриные птицы, Боец охотник, 2:36, 1940 2905
Северный А. Речные и нырковые утки, Боец охотник, 3:38—40, 1940 2906
Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тундряной куропатки в Лапландском заповеднике, Вопр. экол. и биоценол., IV, 1938. 2907
Скіпський В. Зміни фосфорних сполук мозку птахів у процесі ембріогенезу та в постембріональному періоді, Студ. наук. праці Київ. держ ун-ту, Зб. «Биологія та геологія», 4:33—45, 1939. 2908
Смирнов Н. М. Роль птиц в борьбе с вредителями садов, Садоводство, 9:20—21, 1940 2909
Спангенберг Е. П. Материалы к биологии мандаринки (Aix galericulata L.), Тр. Моск. зоопарка, I:137—146, 1940 2910
Спангенберг Е. П. Наблюдения над распространением и биологией птиц в низовьях реки Имана (Уссур. край), Тр. Моск. зоопарка, I:77—136, 1940 2911
Студитский А. Н. О структуре и функции передней доли гипофиза и желез бранхиогенной группы у зародыша голубя, ДАН СССР, XXVII, 1:88—90, 1940 . . . 2912
Третьяков А. В. Орнитофауна Калининской области, Учен. записки Калин. гос. пед. ин-та, IX, II:3—58, 1940 2913
Третьяков А. В. Птицы, зимующие в истоках реки Ангары, Учен. записки Калин. гос. пед. ин-та, IX, II:59—71, 1940 . . . 2914
Третьякова Е. И. Физико-химические изменения в яйце как показатель для оценки качества яйца и процесса инкубации. В кн.: «Кормление, содержание и разведение домашних птиц», Работы IX пленума Секции животноводства 7—12 июля 1937, М., стр. 132—137, 1939 2915
Тригуб К. И. К вопросу о происхождении поперечнополосатой мускулатуры в конечностях зародыша цыпленка, Бюлл. Днепропетр. мед. ин-та, I:50—54, 1940 . . 2916
Трусов С. И. Исследование белковых фракций белковой плазмы куриных яиц в процессе инкубации, Тр. Киров. зоотехн.-вет. ин-та, IV, 2:105—124, 1940 2917
Тугаринов А. Я., Птицы. В кн.: «Жизнь пресных вод в СССР», ред. Жадин, АН СССР, 1:24—32, 1940 2918
Туркевич Б. Г. Особенности анатомического строения костного лабиринта Apus apus pekinensis

Swinh., Архив анат., гистол. и эмбриол., XXIV, 1:103—110, 1940. 2919
Туркевич Б. Г. Особенности анатомического строения костного лабиринта Apus apus perkinesis Swinh., Тр. Узбекист. гос. ун-та, Биология, 2;21—28, 1940 2920
Ульянин Н. С. К биологии белой куропатки Северного Казахстана (по наблюдениям в Наурзумском заповеднике 1935-36 г.), Сб. тр. Гос. зоол. музея МГУ, V:109—126, 1939 2921
Федоров А. А. Несколько слов о перелете журавлей через Туркестанский хребет, Природа, 7:78—80, 1940 2922
Федюшин А. В. и Москачева Е. А. Барабинские озера как база для развития птицеводческих хозяйств, Тр. Омск. с.-х. ин-та, IV:161—226, 1939 2923
Фердинандов В. В. Опыт инкубации куриных яиц путем контакта с мягким обогревающим телом, Тр. Воронеж. зооветинститута, V:74—76, 1939 2924
Фердинандов В. В. Температурный режим внутри яиц при естественном высиживании, Сов. птицеводство, 10—11:24—27, 1939 . . 2925
Ферри Л. В. Анализ полиморфизма самцов турухтана Pilomachus pugnax L., Тр. Томск. гос. мед. ин-та, XI, 3:232—270, 1940 2926
Фолитарек С. С. Материалы по питанию белой и тундряной куропаток (Lagopus lagopus L.) и L. mutus (Mont.), Главн. упр. по заповедникам, Научн.-метод. записки, V:130—138, 1939 2927
Фолитарек С. С. и Дементьев Г. П. Птицы Алтайского государственного заповедника, Тр. Алтайск. гос. заповедника, 1:7—91, 1938 2928
Хахлов В. А. Кузнецкая степь и Салаир (Птицы), ч. I и II, Учен. записки Перм. гос. пед. ин-та, 1:1—243, 1937 2929
Хахлов В. А. Откладка яиц у птиц и перспективы ее использования, Учен. записки Перм. гос. пед. ин-та, 4:133—141, 1939 2930
Цвеленьев Л. А. Материалы по питанию рябчика на Алтае, Тр. Алтайск. гос. заповедника, 1.263—294, 1938 2931
Цветаева Н. П. Спонтанный авитаминоз Аукур, Архив патол., анат. и патол. физиол., II, 2, 1936 2932
Черновалова Н. П. О зимующих птицах г. Ворошиловска, Тр. Ворошиловск. гос. пед. ин-та, 1:159—162, 1939 2933
Шарлемань Н. В. Значение птиц в ограничении численности вредных насекомых и грызунов (тезисы докл.), АН УССР. Эколог. конфер., Киев, 15—20. XI 1940 2934
Шкільний К. С. Матеріали про заліт на Чернігівщину деяких рідких птахів, Студ. наук. праці Київ. держ. ун-ту, Зб. «Біологія та геологія», 4:155—159, 1939 . . 2935
Шмальгаузен І. І. Развиток різних форм гребня у курей, Тр. Ін-ту зоол. та биол. АН УРСР, 1936 2936
Шпаковский С. И. Замечания о факторах, вызывающих перелет у птиц, Тр. Новосиб. зоосада, 1:47—50, 1937 2937
Шпаковский С. И. К вопросу одомашнивания тетеревов и глухарей, Тр. Новосиб. зоосада, 1:43—46, 1937 2938
Штегман Б. К. Советская орнитология за двадцать лет, Изв. АН СССР, ИМЕН, Серия биол., 5.1641—1666, 1937 2939
Штрайх Г. и Светозаров Е. Анализ полового диморфизма в росте птиц, ДАН СССР, XXVII, 4:401—404, 1940 2940
Шульпин Л. М. Экологический очерк птиц Алма-атинского гос. заповедника, Тр. Алма-атинского заповедника, 1:150, 1939 2941
Шульпин Л. М. Орнитология (строение, жизнь и классификация птиц), ЛГУ, 556 стр., 1940 . . 2942
Якимов В. Л. Почтовые голуби, Природа, 7:119—123, 1940 2943
Якушевич А. И. Материалы по биологии водоплавающей дичи Барабы, Тр. Биол. н.-и. ин-та Томск. гос. ун-та, VII:89—111, 1940 2944
Яныk Н. В. Загоювання поверхневого дефекта в рогівці Gallus bankiva domesticus, Mus musculus (albus) L. і Oryctolagus cunniculus L. Сообщ. II, Медичний журнал. X, 2:591—605. 1940 2945
Ярославцев В. Пролетный путь дроздов-белобровиков, Тр. Новосиб. биол. станции, 1:154, 1937 . 2946

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Б. С. Матвеев. О системе соотносительных изменений формы, функции и среды в эволюции животных 3

Н. Спасский. Нахождение в водах Северного Каспия кольчатого червя Nereis succinea 23

Л. А. Зенкевич, Я. А. Бирштейн и А. Ф. Карпевич. Первые успехи реконструкции фауны Каспийского моря 25

Т. Г. Маркова. Физиологические особенности Paramaecium caudatum различного возраста. (Индивидуальное старение простейших) 32

В. В. Алпатов, О. К. Настюкова и Е. М. Хартулари. Яйца головной и платяной форм Pediculus humanus L. и их изменения в зависимости от условий воспитания 42

С. И. Оболенский. К методике изучения динамики населения мелких млекопитающих 48

Зоологическая литература СССР . . 59

CONTENTS

Page

B. S. Matveiev. On the system of correlative variations of form, function and environment in the evolution of animals 22

N. Spassky. Discovery of the annelid Nereis succinea in the North Caspian 24

L. A. Zenkevich, J. A. Birstein, A. F. Karpevich. First steps in reconstruction Caspian fauna . . . 31

T. G. Markova. Physiological distinctive features in Paramaecium caudatum of different age (individual ageing in Protozoa) . . 40

W. W. Alpatov, O. C. Nastjukova and E. M. Chartulary. Eggs of the body and head form of Pediculus humanus L. in relation to the breeding conditions 47

S. I. Obolenskij. On methods for studying the fluctuation in number of small mammals 58

The zoological literature of the USSR 59

Подписано к печати 28.II. 1945 г. Печ. л. 4,25 + вклейка Учетно-изд. л. 7,75

Тираж 1800. А14950 Цена 8 руб. Заказ № 1413

18-я типогр. треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР, Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.